

05. Jan. 1995

7802

15

BERICHTE  
aus dem  
**INSTITUT FÜR MEERESKUNDE**  
an der  
**CHRISTIAN-ALBRECHTS-UNIVERSITÄT KIEL**

Nr. 259  
1994



DOI 10.3289/IFM-BER-259

**Dinoflagellaten-Dauercysten in deutschen Küstengewässern:  
Vorkommen, Verbreitung und Bedeutung als Rekrutierungspotential**

von

**STEFAN NEHRING**

Kopien dieser Arbeit können bezogen werden:  
Institut für Meereskunde an der Universität Kiel  
- Abt. Marine Planktologie -  
Düsternbrooker Weg 20  
D-24105 Kiel

---

ISSN 0341-8561

Diese Arbeit wurde von der  
Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät  
der Christian-Albrechts-Universität Kiel  
als Dissertation angenommen.

# INHALTSVERZEICHNIS

<b>Summary</b> .....	<b>I</b>
<b>List of figures</b> .....	<b>III</b>
<b>List of tables</b> .....	<b>VII</b>
<b>Danksagung</b> .....	<b>IX</b>
<b>1. EINLEITUNG</b> .....	<b>1</b>
<b>2. DIE RUHESTADIEN DER DINOFLAGELLATEN: TEMPORÄRCYSTEN UND DAUERCYSTEN</b> .....	<b>6</b>
<b>3. MATERIAL UND METHODEN</b> .....	<b>10</b>
3.1 Untersuchungsgebiete .....	10
3.1.1 Deutsche Bucht (Nordsee).....	10
3.1.2 Beltringharder Koog und Speicherkoog Dithmarschen .....	15
3.1.3 Kieler Bucht (Ostsee).....	20
3.2 Dauercysten - Probennahme und -aufarbeitung .....	22
3.2.1 Sediment .....	22
3.2.2 Wassersäule .....	24
3.2.3 Cystenzählungen und -identifikation .....	24
3.2.4 Dauerpräparate.....	27
3.2.5 Keimungsexperimente und Identifikation vegetativer Zellen .....	28
3.3 Abiotische Parameter und Phytoplanktonanalysen .....	29
3.3.1 Sedimentklassifizierung.....	29
3.3.2 Wassersäule .....	29
<b>4. DINOFLAGELLATEN-DAUERCYSTEN IN REZENTEN SEDIMENTEN DER DEUTSCHEN BUCHT</b> .....	<b>32</b>
4.1 Arteninventar .....	32
4.2 Allgemeine horizontale und vertikale Verbreitung .....	40
4.3 Horizontale und vertikale Verbreitung auf Artniveau .....	46
<b>5. DINOFLAGELLATEN-DAUERCYSTEN IM OBERFLÄCHENWASSER DER DEUTSCHEN BUCHT</b> .....	<b>57</b>
5.1 Arteninventar .....	57
5.2 Allgemeine horizontale Verbreitung .....	59
5.3 Horizontale Verbreitung auf Artniveau.....	61
<b>6. DINOFLAGELLATEN-DAUERCYSTEN IN AUSGEWÄHLTEN BRACKWASSERBECKEN AN DER WESTKÜSTE SCHLESWIG-HOLSTEINS</b> .....	<b>65</b>
6.1 Beltringharder Koog.....	65
6.1.1 Arteninventar .....	65
6.1.2 Horizontale und vertikale Verbreitung im Salzwasserbiotop .....	68
6.1.3 Jahreszeitliche Verbreitung im Salzwasserbiotop .....	71

6.1.4	Phytoplankton-Sukzession.....	80
6.2	Speicherkoog Dithmarschen.....	90
6.2.1	Arteninventar .....	90
6.2.2	Vertikale Verbreitung im Hafen- und Speicherbecken .....	93
6.2.3	Jahreszeitliche Verbeitung im Hafen- und Speicherbecken .....	94
6.2.4	Phytoplankton-Sukzession.....	99
6.3	Dauercysten und Phytoplanktodynamik.....	109
<b>7.</b>	<b>DINOFLAGELLATEN-DAUERCYSTEN IN REZENTEN SEDIMENTEN</b>	
	<b>DER KIELER BUCHT.....</b>	<b>113</b>
7.1	Arteninventar .....	113
7.2	Allgemeine horizontale und vertikale Verbreitung .....	118
7.3	Horizontale und vertikale Verbreitung auf Artniveau .....	121
<b>8.</b>	<b>KEIMUNGSEXPERIMENTE.....</b>	<b>126</b>
8.1	Ergebnisse.....	126
<b>9.</b>	<b>DISKUSSION .....</b>	<b>137</b>
9.1	Dinoflagellaten-Dauercysten in deutschen Küstengewässern: Die "hidden flora" .....	137
9.2	Relevanz der Dauercystenbildung bei Dinoflagellaten als Lebensstrategie: Habitaterhaltung, Populationsausweitung, Rekrutierung .....	149
9.3	<i>Gymnodinium catenatum</i> in Europa: Ein wachsendes Problem? .....	158
<b>10.</b>	<b>ZUSAMMENFASSUNG.....</b>	<b>168</b>
<b>11.</b>	<b>LITERATURVERZEICHNIS .....</b>	<b>172</b>
	Appendix 1. Identification key for recent marine dinoflagellate resting cysts .....	196
	Appendix 2. Die Dinoflagellaten-Dauercystenflora der deutschen Küstengewässer .....	200



## Summary

Stefan Nehring (1994). Dinoflagellate resting cysts in German coastal waters: Occurrence, distribution and importance as recruitment potential. Ber. Inst. f. Meeresk., Kiel, 259: 231pp.

The aim of this study was to investigate the occurrence and distribution of dinoflagellate resting cysts in Recent sediments of German coastal waters and to check its importance as a recruitment potential for motile planktonic cells. For this purpose three study areas were surveyed: 1) German Bight (North Sea) including North Frisian Wadden Sea, 2) semi-enclosed brackish water basins at the German North Sea coast and 3) Kiel Bight (Baltic Sea). The investigations were carried out during several measurement campaigns from May 1991 to February 1994.

Dinoflagellate resting cysts were numerous and widely distributed in German coastal waters. From the German Bight, thirty-two known cyst species and twelve unknown cyst types, which may act as seed population for planktonic dinoflagellate blooms, were recorded for the first time. In brackish water basins, which have a direct contact to Wadden Sea water, resting cysts were found but had lower species diversity compared to the Wadden Sea area and the German Bight. The Kiel Bight assemblage comprised 25 known cyst species and 4 unknown cyst types. Hence it follows that about 15 to 25 % of the locally recorded planktonic dinoflagellate species have resorted resting cyst formation, as part of their life strategy, and use it actively to escape unfavourable environmental conditions.

The abundances of resting cysts were closely related to sediment type. In the German Bight maximal abundance of 1500 living cysts  $\text{cm}^{-3}$  were found in muddy sand. Sandy areas had lowest cyst abundances, mostly  $<10$  cysts  $\text{cm}^{-3}$ . A similar type of colonization was found in the brackish water basins also, but the maximal concentration of 160 cysts  $\text{cm}^{-3}$  was distinctly lower. In the Kiel Bight up to 1900 living cysts  $\text{cm}^{-3}$  were found in muddy sediments. At sandy stations cysts abundances varied from 2 to 170 living cysts  $\text{cm}^{-3}$ . Small-scale vertical distribution of cysts in the areas under investigation usually exhibited maximum concentrations below the sediment surface. Empty cysts constituted 17-64 % of total cyst abundance.

The comparative distribution of the cysts in the German Bight showed a general increase in diversity and abundance from inshore sites to the offshore area. In the Kiel Bight and in the brackish water basins more of cysts were found at the deepest stations. The abundance of resting cysts in Recent offshore sediments of the German Bight reflects the predominance of planktonic dinoflagellates in this area. It was suggested that most of the cysts in the brackish water basins have an allochthonous origin, i.e. they were brought by Wadden Sea water. It is concluded that in these basins and in Kiel Bight the spatial distribution of cysts is controlled by water circulation patterns.

The German Bight and brackish water basin cyst assemblages were characterized by the dominance of *Scrippsiella trochoidea* and living cysts of this species comprised up to 80 %. In Kiel Bight the cyst flora was dominated by *Protoperidinium* cf. *divergens* (up to 90 %). The cysts of *Gonyaulax polyedra*, *Peridinium dalei* and *Protoceratium reticulatum*, isolated from Recent Kiel Bight sediments, exhibited a reduced length of their spiny processes compared to individuals from marine habitats (German Bight). This may suggest an influence

of salinity on cyst morphology and could be important in recognizing salinity regimes in geological records.

In the Recent sediments several resting cysts were identified whose motile cells have not been officially recorded in the areas up to now. The wide distribution of living and empty cysts of *Pheopolykrikos hartmannii*, *Scrippsiella lachrymosa*, *S. precaria* und *S. trifida* in German Bight sediments as of *Alexandrium minutum* and *Peridinium dalei* in Kiel Bight sediments suggests that they are common members of phytoplankton communities in respective areas and were overlooked in the regions. The occurrence of the non-indigenous species *Gonyaulax polyedra*, *Protoperidinium* cf. *americanum* and *P. compressum*, which were found sporadically as cyst in German Bight sediments as well as the occurrence of *Diplopelta symmetrica*, *P. compressum*, *P. denticulatum*, *P. cf. excentricum*, *P. punctulatum* and *S. lachrymosa* cysts in the Kiel Bight may be related to transport in water currents from adjacent areas. The wide distribution of *Gymnodinium catenatum* cysts in German coastal sediments is interpreted as a recent re-colonization after three centuries of absence in northern Europe from the Atlantic coast of the Iberian peninsula. The relatively high cyst abundances of this species indicated that the occurrence of vegetative form of *G. catenatum* in northern Europe is very likely and may be a potential source for paralytic shellfish poisonings. Personnel responsible for phytoplankton monitoring programmes have to be aware of this fact. The possibility emerges that the recent occurrence of *G. catenatum* may be a first biological indicator for the effects of climate change on North European marine ecosystems.

In all surface water samples analysed from the German Bight, resuspended resting cysts were observed at concentrations of up to 30 living cysts dm<sup>-3</sup>. These relatively high cyst abundances emphasized the importance of cyst advection as relevant spreading mechanism for cyst-forming dinoflagellates.

In germination experiments conducted with natural sea water 21 of 24 tested cyst types produced within few hours to days vegetative, motile cells. Experiments showed that temperature is an important factor in cyst germination whereas salinity and nutrient concentrations have no influence. The linkage between the relatively high cyst abundances in Recent German coastal sediments and the observed high germination rate demonstrate the potential importance of benthic resting cysts as a 'cyst bank' in recruitment of motile planktonic cells.

All known cyst-forming, modern dinoflagellate species are listed (77 marine and 29 freshwater species). In appendix 1 a useful key for identifying modern marine dinoflagellate resting cysts based on shape is given (in English). Appendix 2 give a description of all Recent cyst types found in German coastal waters with comparisons to roughly all published cyst figures and descriptions.

**Key words:** Phytoplankton, Dinophyceae, benthic resting cyst, Recent, North Sea, Wadden Sea, Baltic Sea, distribution, benthic pelagic coupling, *Gymnodinium catenatum*, *Scrippsiella*

## List of figures

Abb. 2-1. Schematic diagram of basic dinoflagellate life cycle (• = haploid; •• = diploid). (1) Asexual phase with motile, planktonic vegetative cell dividing by binary fission. (2) Sexual forming of non-motile resting cysts. (3) Asexual forming of non-motile temporary cysts.

Abb. 2-2. Comparison of the main features of resting cyst and thecate motile stage in dinoflagellates (after Dale 1983).

Abb. 3-1. Position of stations in the German Bight during measurement campaigns M: October 1991, G: March 1992, H: April 1993, W: June 1991, November 1992 and/or April 1993 and T: February 1994.

Abb. 3-2. Brackish water bodies at the German and Danish west coast.

Abb. 3-3. Position of stations during the investigation period 1991-1992. A) Beltringharder Koog. B) Speicherkoog Dithmarschen.

Abb. 3-4. Position of stations in the Kiel Bight during the investigation L: April 1993.

Abb. 4-1. Dinoflagellate resting cysts, isolated from Recent sediments of the German Bight.

Abb. 4-2. Dinoflagellate resting cysts and unknown resting stages, isolated from Recent sediments of the German Bight.

Abb. 4-3. Dinoflagellate resting cysts, isolated from Recent sediments of the German Bight; Scanning electron microscope.

Abb. 4-4. Horizontal and vertical distribution of living and empty resting cysts of dinoflagellates in the uppermost centimeters of sediment in the German Bight (M: RV Meteor, October 1991; G: RV Gauss, March 1992).

Abb. 4-5. The same as Abb. 4-4 with values for the North Frisian Wadden Sea.

Abb. 4-6. The same as Abb. 4-4 with values for H: RV Heincke, April 1993.

Abb. 4-7. Vertical distribution of living and empty resting cysts of dinoflagellates at station H14, April 1993.

Abb. 4-8. The same as Abb. 4-7 with values for station H24.

Abb. 4-9. The same as Abb. 4-4 with values for *Scrippsiella trochoidea*.

Abb. 4-10. The same as Abb. 4-4 with values for *Zygabikodinium lenticulatum*.

Abb. 4-11. The same as Abb. 4-4 with values for *Protoceratium reticulatum*.

Abb. 4-12. The same as Abb. 4-4 with values for *Alexandrium cf. excavatum*.

Abb. 4-13. The same as Abb. 4-4 with values for *Gymnodinium catenatum* at G: RV Gauss, March 1992.

Abb. 4-14. The same as Abb. 4-4 with values for *Gymnodinium catenatum* at H: RV Heincke, April 1993.

Abb. 4-15. The same as Abb. 4-4 with values for *Scrippsiella lachrymosa*.

#### IV

Abb. 4-16. The same as Abb. 4-14 with values for *Scrippsiella lachrymosa*.

Abb. 4-17. The same as Abb. 4-4 with values for *Scrippsiella trifida*.

Abb. 5-1. Horizontal distribution of living and empty resting cysts of dinoflagellates in surface waters of the German Bight, April 1993.

Abb. 5-2. The same as Abb. 5-1 with values for the North Frisian Wadden Sea, February 1994.

Abb. 5-3. Relationship between abundances of living/empty resting cysts of dinoflagellates in surface waters of the German Bight and relative detritus concentration.

Abb. 5-4. The same as Abb. 5-1 with values for *Scrippsiella trochoidea*.

Abb. 5-5. The same as Abb. 5-2 with values for *Scrippsiella trochoidea*.

Abb. 5-6. The same as Abb. 5-1 with values for *Gymnodinium catenatum*.

Abb. 5-7. The same as Abb. 5-2 with values for *Gymnodinium catenatum*.

Abb. 6-1. Horizontal and vertical distribution of living and empty resting cysts of dinoflagellates in the uppermost centimeters of sediment in selected basins of the Beltringharder Koog (27./29.5.1991).

Abb. 6-2. The same as Abb. 6-1 with values for 17.8.1992.

Abb. 6-3. The same as Abb. 6-1 with values for *Scrippsiella trochoidea*.

Abb. 6-4. The same as Abb. 6-2 with values for *Scrippsiella trochoidea*.

Abb. 6-5. Distribution of living and empty resting cysts of dinoflagellates in the uppermost centimeter of sediment at station BIa of the Beltringharder Koog in 1991.

Abb. 6-6. The same as Abb. 6-5 with values for 1992.

Abb. 6-7. Vertical distribution of living and empty resting cysts of *Scrippsiella trochoidea* in the uppermost two centimeters of sediment at station BIa of the Beltringharder Koog in 1992.

Abb. 6-8. The same as Abb. 6-5 with values for station Bli.

Abb. 6-9. The same as Abb. 6-6 with values for 1992.

Abb. 6-10. The same as Abb. 6-7 with values for station Bli in 1991.

Abb. 6-11. The same as Abb. 6-10 with values for 1992.

Abb. 6-12. Monthly mean values of physicochemical parameters at station BIII of the Beltringharder Koog in 1991.

Abb. 6-13. The same as Abb. 6-12 with values for station BSP.

Abb. 6-14. The same as Abb. 6-12 with values for station BIa in 1992.

Abb. 6-15. The same as Abb. 6-12 with values for station Bli in 1991 and 1992.

Abb. 6-16. Phytoplankton abundances at station BIII of the Beltringharder Koog in 1991.

Abb. 6-17. The same as Abb. 6-16 with values for station BSP.

Abb. 6-18. The same as Abb. 6-16 with values for station BIa in 1992.

Abb. 6-19. The same as Abb. 6-16 with values for station BIi.

Abb. 6-20. The same as Abb. 6-19 with values for 1992.

Abb. 6-21. Distribution of living and empty resting cysts of dinoflagellates in the uppermost centimeter of sediment at station DH of the Speicherkoog Dithmarschen in 1992.

Abb. 6-22. Vertical distribution of living and empty resting cysts of *Scrippsiella trochoidea* in the uppermost two centimeters of sediment at station DH of the Speicherkoog Dithmarschen in 1992.

Abb. 6-23. The same as Abb. 6-21 with values for station DSP in 1991.

Abb. 6-24. The same as Abb. 6-23 with values for 1992.

Abb. 6-25. The same as Abb. 6-22 with values for station DSP in 1991.

Abb. 6-26. The same as Abb. 6-25 with values for 1992.

Abb. 6-27. Monthly mean values of physicochemical parameters at station DH of the Speicherkoog Dithmarschen in 1991 and 1992.

Abb. 6-28. The same as Abb. 6-27 with values for station DIII.

Abb. 6-29. The same as Abb. 6-27 with values for station DSP.

Abb. 6-30. Phytoplankton abundances at station DH of the Speicherkoog Dithmarschen in 1992.

Abb. 6-31. The same as Abb. 6-30 with values for station DIII in 1991.

Abb. 6-32. The same as Abb. 6-30 with values for station DSP in 1991.

Abb. 6-33. The same as Abb. 6-32 with values for 1992.

Abb. 7-1. Dinoflagellate resting cysts, isolated from Recent sediments of the Kiel Bight.

Abb. 7-2. Dinoflagellate resting cysts and unknown resting stages, isolated from Recent sediments of the Kiel Bight.

Abb. 7-3. Influence of salinity on cyst morphology: Dinoflagellate resting cysts isolated from Recent brackish water sediments of Kiel Bight: A), B) and C), all showing reduced process-length compared with cells from marine environments of the German Bight D), E) and F).

Abb. 7-4. Comparison (Diameter and length of processes) of *Protoceratium reticulatum* resting cysts from Recent sediments of Kiel Bight and German Bight.

Abb. 7-5. Horizontal and vertical distribution of living and empty resting cysts of dinoflagellates in the uppermost centimeters of sediment in the Kiel Bight (L: RV Littorina, April 1993).

Abb. 7-6. Vertical distribution of living and empty resting cysts of dinoflagellates at station L3, April 1993.

Abb. 7-7. The same as Abb. 7-6 with values for station L5.

## VI

Abb. 7-8. The same as Abb. 7-5 with values for *Protoperidinium cf. divergens*.

Abb. 7-9. The same as Abb. 7-5 with values for *Peridinium dalei*.

Abb. 7-10. The same as Abb. 7-5 with values for *Gymnodinium catenatum*.

Abb. 7-11. The same as Abb. 7-5 with values for *Scrippsiella trochoidea*.

Abb. 8-1. *Gymnodinium catenatum*. (A) Stage in excystment of living specimen. (B) Resting cyst showing step-like fracture of archeopyle. (C) Excysted germling cell, planomeiocyte. (D) Germling cell within the outer membran (pellicle) (arrow).

Abb. 8-2. *Polykrikos schwartzii*. (A) Living resting cyst. (B) Living resting cyst short of excystment, protoplast only with one cingulum (arrow).

Abb. 8-3. *Protoperidinium minutum*. (A) Empty resting cyst. (B) Germling cell, median focus. (C) Germling cell with an antapical projection.

Abb. 8-4. *Protoperidinium oblongum*. (A) Vegetative cell (Planozygote) with young resting cyst inside. (B) Germling cell, planomeiocyte with red body (oil?) (arrow).

Abb. 8-5. *Protoperidinium pentagonum* type B. (A) Empty cyst. (B) Empty cyst with hexagonal operculum. (C) Germling cell showing the sulcal area and cingulum. (D-G) Epifluorescent stain with Calcofluor White M2R of vegetative cell. (D) Dorsal view showing hexagonal intercalar plate 2a of the epitheka (arrow). (E) Dorsal view showing 3''', 1'''' and 2'''' antapical plates of the hypotheka. (F) Ventral view showing 1' orthoplate of the epitheka (arrow).

Abb. 8-6. *Protoperidinium punctulatum*. (A) Empty cyst showing hexagonal archeopyle. (B) Excysted germling cell with spiny surface, optical cross section. (C) Details of plate tabulation including the shape of the first apical plate (1'). (D) Dorsal view showing the sulcal area and cingulum.

Abb. 8-7. *Zygabikodinium lenticulatum*. (A) Living resting cyst within theca, apical view. (B) Epifluorescent stain with Calcofluor White M2R of vegetative cell showing epitheka with apical porus and 1' apical plate (arrow), ventral view.

Abb. 9-1. Resting cysts and thecae of three recent *Scrippsiella* species. (A) *S. lachrymosa*, resting cyst with red accumulation body; theca after Lewis 1991, Note: At present complete sulcal plate description is not available. (B) *S. trifida*, resting cyst with trifurcate, recurving spines; theca after Lewis 1991. (C) *S. trochoidea*, resting cyst with cap shaped operculum; theca after Dodge 1985.

Abb. 9-2. Hypothetic diagram of factors which influenced the vertical distribution of resting cysts in the sediment.

Abb. 9-3. Hypothetic diagram of germination rate and cyst forming rate of dinoflagellates.

Abb. 9-4. Outline of Western Europe and Maghreb coast showing distribution of *Gymnodinium catenatum* as vegetative cell and resting cyst; for references see Table 9-3.

Abb. 9-5. The two faces of the dinoflagellate *Gymnodinium catenatum* - resting cyst and vegetative cell.

## List of tables

Tab. 1-1. Toxic dinoflagellates, their known effects and recorded formation of resting cysts ([ ] = unconfirmed report; PSP = paralytic -, DSP = diarrhetic - and NSP neurotoxic shellfish poisoning); modified after Steidinger 1993.

Tab. 3-1. Positions, water depth and sampling dates of stations in the German Bight and type of sampling (S = sediment), M: RV Meteor October 1991, G: RV Gauss March 1992.

Tab. 3-2. The same as Tab. 3-1 with values for H: RV Heincke April 1993 (W = water column).

Tab. 3-3. The same as Tab. 3-1 with values for the North Frisian Wadden Sea, W: June 1991, November 1992, April 1993; T: RV Littorina February 1994.

Tab. 3-4. Positions and type of sampling in Speicherkoog Dithmarschen and Beltringharder Koog from January 1991 to December 1992 (Exceptions are listed).

Tab. 3-5. The same as Tab. 3-1 with values for Kiel Bight, L: RV Littorina April 1993.

Tab. 3-6. Compendium of bottom samplers which were used at different sediment types.

Tab. 3-7. Known recent marine dinoflagellates producing a resting cyst with reference (\* = toxic; [ ] observation of cyst forming has not since been verified).

Tab. 3-8. The same as Tab. 3-7 for known recent freshwater dinoflagellates.

Tab. 3-9. List of media used in germination experiments with salinity and concentration of dissolved inorganic nitrogen (DIN) and phosphate (DIP) in original water.

Tab. 4-1. Motile stage of resting cyst-forming dinoflagellate species recorded in the German Bight (modified after Drebes & Elbrächter 1976 and Elbrächter unpubl.). + = benthic species; \* = potentially toxic.

Tab. 4-2. Occurrence of living and empty dinoflagellate resting cysts and unknown resting stages in recent sediments of the German Bight (+ = vegetative cell not recorded in the German Bight; \* = successfully germinated into motile cell).

Tab. 4-3. Sediment characteristics of stations in the German Bight.

Tab. 4-4. Variation and mean value of total abundance of living and empty dinoflagellate resting cysts in the uppermost two centimeters of sediment in the German Bight, splitted up to sediment type and site (concentrations in  $\text{cm}^{-3}$ ; n.D. = not investigated).

Tab. 4-5. Variation and mean value of total abundance of living and empty dinoflagellate resting cysts in the uppermost three centimeters of sediment in the German Bight, splitted up to sediment type and horizon (concentrations in  $\text{cm}^{-3}$ ).

Tab. 5-1. Check-list of dinoflagellate resting cysts in Recent sediments of the German Bight and its occurrence as living and empty cyst in the water column (+ = vegetative cell not recorded in the German Bight).

Tab. 6-1. Salinity and sediment characteristics of stations of Beltringharder Koog (n.D. = not investigated).

Tab. 6-2. The same as Tab. 4-2 with values for Beltringharder Koog.

## VIII

Tab. 6-3. Variation and mean value of total abundance of living and empty dinoflagellate resting cysts in the uppermost two centimeters of sediment in the Beltringharder Koog (salt water biotop), splitted up to stations and sediment horizont (concentrations in  $\text{cm}^{-3}$ ).

Tab. 6-4. Abundance of living and empty resting cysts in sediment horizont 0-1 cm and 0-2 cm in the Beltringharder Koog (salt water biotop) (concentrations in  $\text{cm}^{-3}$ ).

Tab. 6-5. The same as Tab. 6-1 with values for Speicherkoog Dithmarschen.

Tab. 6-6. The same as Tab. 4-2 with values for Speicherkoog Dithmarschen.

Tab. 6-7. The same as Tab. 6-3 with values for Speicherkoog Dithmarschen.

Tab. 6-8. Maximal abundance, continuity and species number of cyst forming dinoflagellates in the plankton and of living resting cysts in Recent sediments of Beltringharder and Dithmarscher brackish water basins.

Tab. 7-1. Motile stage of resting cyst-forming dinoflagellate species recorded in the Kiel Bight (modified after Pankow 1990 and HELCOM-monitoring R. Hansen pers. comm.; subjective, relative abundance of vegetative cell: + = extremely rare, ++ = rare, +++ = periodic) (# = benthic species; \* = potentially toxic).

Tab. 7-2. The same as Tab. 4-2 with values for Kiel Bight.

Tab. 7-3. Variation of total abundance of living and empty dinoflagellate resting cysts in the uppermost two centimeters of sediment in the Kiel Bight, splitted up to water depth and sediment type with value for organic content (concentrations in  $\text{cm}^{-3}$ ; n.D. = not investigated).

Tab. 7-4. The same as Tab. 4-5 with values for Kiel Bight.

Tab. 8-1. Germination experiments with dinoflagellate resting cysts isolated from Recent sediments of the German Bight.

Tab. 8-2. The same as Tab. 8-1 with cysts from Kiel Bight.

Tab. 8-3. The same as Tab. 8-1 with cysts from Beltringharder Koog.

Tab. 8-4. The same as Tab. 8-1 with cysts from Speicherkoog Dithmarschen.

Tab. 9-1. Occurrence of dinoflagellate resting cysts in Recent sediments at the German coast of the North Sea and Baltic Sea, which vegetative cells are not official reported in these areas (<sup>1</sup> record by Elbrächter, pers. comm.; <sup>2</sup> only empty cysts).

Tab. 9-2. Recent paralytic shellfish poisoning (PSP) outbreaks due to *Gymnodinium catenatum*.

Tab. 9-3. Distribution of *Gymnodinium catenatum* as vegetative cell and resting cyst in Western Europe and Maghreb coast (For locations see Abb. 9-4; [ ] unconfirmed report).



## **Danksagung**

Herrn Prof. Dr. B. Zeitzschel danke ich für sein mir entgegengebrachtes Vertrauen und für seine hilfreichen und kritischen Anregungen. Er gewährte nicht zuletzt den notwendigen wissenschaftlichen Freiraum, um diese Untersuchungen in der vorliegenden Form durchführen zu können.

Mein ganz besonderer Dank gilt Herrn Dr. K.-J. Hesse für die ausgezeichnete Betreuung verbunden mit seiner ständigen Bereitschaft zur Diskussion und für die kritische Durchsicht dessen, was schließlich herausgekommen ist. Für die vielen ereignisreichen Mitwochen im FTZ Westküste waren vor allem Frau B. Egge, Frau A. Mayer-Brinkmann und Herr Dr. U. Tillmann mitverantwortlich.

Herrn Dr. H. Rumohr danke ich für seine mir gewährte Integration in seine Arbeitsgruppe und für die Bereitstellung eines Arbeitsplatzes. Eine wichtige Hilfe war das freundschaftliche Verhältnis zu seinen Mitarbeitern Frau F. Nielsen, Frau R. Schütt und den Herren Dipl.-Biol. T. Kujawski, H. Schomann und W. S. Kim. Für die Sorgfalt bei der Erstellung einiger Zeichnungen möchte ich mich bei Herrn W. Hukriede bedanken.

Frau Dr. J.-C. Riedel-Lorjé stellte bisher unveröffentlichtes Planktondatenmaterial zur Verfügung.

Für die besonders gute Zusammenarbeit bei der Beprobung des Salzwasserbiotops im Beltringharder Koog danke ich Herrn Dipl.-Biol. A. Hagge.

Herr Dr. W. Brenner und Herr Dr. J. Mathießen führten mich in die Geheimnisse der Paläontologie ein und standen mit Rat und Tat bei den geologischen Techniken zur Seite.

Frau U. Albrecht sei ganz besonders für das Korrekturlesen gedankt.

Mein Dank gilt den Besatzungen des FS Gauss, FS Heincke, FS Meteor und insbesondere der Besatzung des FK Littorina.

Ein Teil dieser Studie wurde vom Umweltbundesamt im Rahmen des Umweltforschungsplans des Bundesministers für Umwelt, Naturschutz und Reaktorsicherheit (Vorhaben 108 02 085/01) und durch das Land Schleswig-Holstein gefördert.

## 1. EINLEITUNG

Ein erheblicher Anteil des marinen Phytoplanktonbestandes und seiner Primärproduktion, die global auf 26,9 Gigatonnen Kohlenstoff pro Jahr geschätzt wird, findet sich in küstennahen Gebieten (Berger et al. 1987). Das Phytoplankton ist von entscheidender Bedeutung für die Entfaltung der marinen Nahrungsketten, die zu den wirtschaftlich genutzten Gliedern (Muscheln, Fische etc.) führen. Neben den alljährlich auftretenden normalen Massenentwicklungen des Phytoplanktons gibt es, meist lokal begrenzt, sogenannte "exceptional blooms", wie z.B. die "red tides", ein schon vor 3000 Jahren dokumentiertes Phänomen ("Da verwandelte sich alles Wasser im Nil zu Blut. Die Fische im Nil starben, der Nil stank, und die Ägypter vermochten kein Wasser mehr aus dem Nil zu trinken." Moses 7: 20-21). Jedoch gibt es Anzeichen, daß Frequenz und Ausbreitung von außergewöhnlichen Algenblüten weltweit zugenommen haben, die oftmals durch schädliche Folgeerscheinungen (u.a. Toxinbildung, Sauerstoffmangel) zu massiven ökonomischen Verlusten in der Aquakultur, Fischerei, aber auch in der Tourismusbranche führen können (Smayda 1990, Hallegraeff 1993).

Unter den heute etwa 5000 bekannten Phytoplanktonarten im Meer sind bisher 300 Arten durch Massenentwicklungen aufgefallen, darunter etwa 40 Arten, die die Fähigkeit besitzen, Toxine auszubilden (Hallegraeff 1993). Toxische Phytoplankter können teilweise direkt (Heaney 1971, Nehring 1993 a) oder über die Anreicherung in Fischen oder Muscheln - frisch oder als Konserve - auch den Menschen bedrohen (Lüthy 1979, Hallegraeff 1993). Weltweit werden jedes Jahr etwa 2000 Vergiftungsfälle (15 % mit letaler Folge) beim Menschen nach Verzehr von Meerestieren gemeldet (Hallegraeff 1993). Am bekanntesten sind die durch Dinoflagellaten verursachten Vergiftungserscheinungen "Ciguatera", "paralytische Muschelvergiftung (PSP)" und "diarrhöische Muschelvergiftung (DSP)", von denen die beiden letztgenannten auch für Nordeuropa von Bedeutung sind (Kat 1985, Shumway 1989). In den letzten Jahren mußten in Nordeuropa immer häufiger Muschelzuchtgebiete kurzfristig geschlossen werden, da es entweder schon zu Vergiftungen bei Menschen nach Verzehr von Muscheln kam (z.B. in Norwegen 1984 nach einer Blüte von *Dinophysis* spp., Dahl & Yndestad 1985; in Schweden 1987 nach einer Blüte von *Dinophysis acuta*, Edler & Hageltorn 1990) oder damit kein ökonomischer Schaden durch Vernichtung der kontaminierten aber schon abgeernteten Muscheln auftrat (z.B. in Deutschland 1986, 1989, 1990 und 1992, Lenz 1991, Nehring et al. im Druck).

Für die Ursachenforschung ist ein Erkennen der Blüten im Frühstadium unabdingbar, über

die Entstehungsmechanismen von Algenmassenentwicklungen ist jedoch noch sehr wenig bekannt. Es wird vermutet, daß die anhaltende Eutrophierung der Küstengewässer und die Einschleppung fremder Arten, z.B. durch Ballastwasser und Aquakultur, in diesem Zusammenhang eine besondere Rolle einnimmt.

Bislang wurde überwiegend die Untersuchung der vegetativen, planktischen Zellen als Basis für die Erforschung der Blütendynamik angesehen. Neuere Erkenntnisse belegen jedoch, daß für die Persistenz und Verbreitung bestimmter Algenblüten der artspezifische Lebenszyklus von großer Bedeutung ist (Hallegraeff 1993). Viele Planktonorganismen aus den unterschiedlichsten Gruppen (Phytoplankton: u.a. Bacillariophyceae, Chrysophyceae, Dinophyceae, Prasinophyceae; Zooplankton: u.a. Copepoda, Cladocera, Rotatoria, Tintinnida) können ein Ruhestadium ausbilden, das sehr resistent gegen negative Umwelteinflüsse wie z.B. Sauerstoffmangel sein kann. Diese Ruhestadien sinken auf den Meeresboden und können dort z.T. in großer Zahl Jahre überdauern. Durch aktive Verlagerung des Lebensraumes vom Pelagial zum Benthos können somit Perioden ungünstiger Lebensbedingungen umgangen und einer Verfrachtung der Population mit der Strömung entgegengewirkt werden. Diese Strategie besitzen insbesondere die Dinoflagellaten, zu denen die Mehrzahl der derzeit bekannten toxischen Algenformen gehört (Tab. 1-1).

Vor mehr als 100 Jahren wurden erstmalig kleine lebende Objekte, die als mögliche Dauerstadien von Dinoflagellaten angesehen wurden, in Planktonproben der Nordsee entdeckt (Stein 1883, Hensen 1887, Möbius 1887). Ähnliche Formen sind auch fossil als Hystriosphæriden (Stacheleier) u.a. im Feuerstein der Kreide gefunden worden (Ehrenberg 1838). Während der ersten Hälfte des 20igsten Jahrhunderts wurde wiederholt die Dauerstadienbildung bei den Dinoflagellaten, vor allem aus dem Süßwasser, beschrieben (u.a. Zederbauer 1904, Lohmann 1910, Klebs 1912, Diwald 1938, Braarud 1945, Nordli 1951). Umfangreichere Untersuchungen über das Vorkommen und die Bedeutung dieser Lebensstrategie bei den Dinoflagellaten wurden erst durch die Monographien von Evitt & Davidson (1964), Wall (1965) und Wall & Dale (1966, 1968 a,b) angeregt.

Bei den Dinoflagellaten sind zwei Typen von Dauerstadien zu unterscheiden, die vor allem aus Laborkulturen einiger bestimmter Arten bekannte Temporärcyste und die sexuell gebildete Dauercyste (siehe Kap. 2). Dauercysten sind im Gegensatz zu Temporärcysten in natürlichen Planktonpopulationen und vor allem im Sediment gefunden worden. Dieses Dauerstadium ist meistens von einer sehr widerstandsfähigen Zellwand aus einem organischen Material (Sporopollenin) umgeben, die es ermöglicht, über mehrere Jahre auch unter anoxischen Verhältnissen zu überleben. Sie können jedoch nach einer bestimmten Ruhe-

Tab. 1-1. Toxische Dinoflagellaten und ihre eindeutig nachgewiesene Wirkungsweise, mit Angaben über Dauercystenbildung ([ ] = kein eindeutiger Nachweis; PSP = paralytische -, DSP = diarrhäische - und NSP = neurotoxische Muschelvergiftung); verändert und ergänzt nach Steidinger (1993).

Organismen	Gift in	Giftwirkung	Dauercysten
<i>Alexandrium acatenella</i>	Muscheln	PSP	
<i>Alexandrium catenella</i>	Muscheln	PSP	+
<i>Alexandrium cohorticula</i>	Muscheln	PSP	+
<i>Alexandrium excavatum</i>	Muscheln	PSP	+
<i>Alexandrium fraterculus</i>	Muscheln	PSP	
<i>Alexandrium fundyense</i>	Muscheln	PSP	+
<i>Alexandrium lusitanicum</i>	Muscheln	PSP	+
<i>Alexandrium minutum</i>	Muscheln	PSP	+
<i>Alexandrium monilatum</i>	Wasser	Ichthyotoxin	+
<i>Alexandrium ostenfeldii</i>	Muscheln	PSP	[+]
<i>Alexandrium tamarense</i>	Muscheln	PSP	+
<i>Amphidinium carterae</i>	Wasser	Ichthyotoxin	+
<i>Cochlodinium polykrikoides</i>	Wasser	Ichthyotoxin	
<i>Dinophysis acuminata</i>	Muscheln	DSP	
<i>Dinophysis acuta</i>	Muscheln	DSP	
<i>Dinophysis caudata</i>	Muscheln	DSP	
<i>Dinophysis fortii</i>	Muscheln	DSP	
<i>Dinophysis norvegica</i>	Muscheln	DSP	
<i>Dinophysis rotundata</i>	Muscheln	DSP	
<i>Dinophysis sacculus</i>	Muscheln	DSP	
<i>Gambierdiscus toxicus</i>	Fischen	Ciguatera	
<i>Gymnodinium breve</i>	Wasser, Luft	NSP, Ichthyotoxin	[+]
<i>Gymnodinium catenatum</i>	Muscheln	PSP	+
<i>Gymnodinium galatheanum</i>	Wasser	Ichthyotoxin	
<i>Gymnodinium mikimotoi</i>	Muscheln, Wasser, Luft	NSP, Ichthyotoxin	
<i>Gymnodinium sanguineum</i>	Wasser	Ichthyotoxin	
<i>Gyrodinium aureolum</i>	Wasser	Ichthyotoxin	
<i>Peridinium polonicum</i>	Wasser	Ichthyotoxin	
<i>Pfiesteria piscimorte</i>	Wasser	Ichthyotoxin	+
<i>Prorocentrum concavum</i>	Fischen	Ciguatera	
<i>Prorocentrum hoffmannianum</i>	Fischen	Ciguatera	
<i>Prorocentrum lima</i>	Muscheln	DSP	+
<i>Prorocentrum minimum</i>	Wasser	Ichthyotoxin	
<i>Pyrodinium bahamense</i> <i>var. compressum</i>	Muscheln, Fischen	PSP	+

periode spontan auskeimen, um somit die Wassersäule erneut zu besiedeln. So existieren viele Beobachtungen über Zeitpunkt, Ort und Dauer von Blüten cystenbildender Dinoflagellaten, bei denen eine ursächliche Verbindung mit dem Zyklus von Dauercysten-Bildung/Dauercysten-Keimung vermutet wird (Huber & Nipkow 1922, Steidinger 1975, Anderson & Wall 1978, Anderson & Morel 1979, Anderson et al. 1983, Burkholder et al. 1992, Erad-Le Denn et al. 1993, Park & Hayashi 1993).

Dauercysten können sich aus dem heimischen Plankton rekrutieren, aber auch durch den

Transport mit Meeresströmungen, im Ballastwasser von Schiffen oder durch den Import mit Aquakulturprodukten in andere Seegebiete eingeschleppt werden und sich dort als Motilform mit allen Konsequenzen etablieren. So wurde für die Gewässer von Tasmanien gezeigt, daß eine Einschleppung von Cysten der Art *Gymnodinium catenatum* mit Ballastwasser aus Japan innerhalb weniger Jahre zu einer Etablierung dieser Art, zu einer Ausbreitung und zu einem wiederholten Auftreten von toxischen Blüten mit PSP-Erkrankungen beim Menschen führte (Hallegraeff & Sumner 1986). Die Dauercystenbildung kann für die Spezies eine wichtige Strategie zur Habitaterhaltung darstellen, wie die durch Dauercysten initiierte und seit 1988 persistierenden Massenblüten des toxischen Dinoflagellaten *Alexandrium minutum* in der nordwestlichen Bretagne zeigen (Nezan & Ledoux 1990, Erard-Le Denn et al. 1993). Auch in anderen Teilen der Welt breiten sich vor allem cystenbildende, toxische Dinoflagellaten aus, so z.B. *A. catenella* und *A. minutum* in Südastralien (Hallegraeff et al. 1988) und *Pyrodinium bahamense* var. *compressum* im indopazifischen Raum (MacLean 1989). Haben sich derartig problematische Arten auf diesem Wege in einem Meeresgebiet eingenistet, kann dieses zu erheblichen Einbußen in der Aquakultur führen (Hallegraeff 1993).

Trotz der besonderen Stellung der Dauercysten im Lebenszyklus von Dinoflagellaten sind ästuarine oder küstennahe Untersuchungen über die gesamte benthische Cystenflora bis heute nur für wenige Gebiete durchgeführt worden. In Nordeuropa liegen bislang nur für die Küsten Dänemarks (Ellegaard et al. im Druck), Frankreichs (Morzadec-Kerfourn 1977, An et al. 1992), Großbritanniens (Reid 1972, 1974, 1975, Harland 1977, Lewis et al. 1984, Dodge & Harland 1991) und Norwegens (Dale 1976, Harland 1983) diesbezügliche Analysen vor. Obwohl Ende des 19. Jahrhunderts durch Stein, Hensen und Möbius in der Nordsee die ersten lebenden Dauercysten entdeckt wurden und Massenentwicklungen von Dinoflagellaten in den deutschen Küstengewässern häufig beobachtet wurden (Deutsche Bucht: u.a. Hickel et al. 1971, Gillbricht 1983, Hesse et al. 1989; halbabgeschlossene Rückhaltebecken am landwärtigen Rande des Wattenmeeres: Thiel et al. 1989, Donner 1991, Hesse et al. 1992; Kieler Bucht: u.a. Kimor et al. 1985, Willen et al. 1990), gibt es für diese Seegebiete nur vereinzelte Hinweise auf das Vorkommen dieser Lebensform der Dinoflagellaten (Nordsee: Stosch 1969 a,b, Chowdhury 1982, Gerlach et al. 1985; Ostsee: Sommer 1990).

Die Abundanz, die qualitative Verteilung und das Schicksal der sedimentierten und abgelagerten Cysten auf und im Meeresboden sind wichtige Variablen zur Klärung der Frage, welchen Stellenwert die Dauercystenbildung als Überlebensstrategie für Dinoflagellaten besitzt. Wenig bekannt sind jedoch die Faktoren, die die räumlichen Muster erzeugen. Es wird vermutet, daß Wasserströmungen hier von besonderer Bedeutung sind (Reid 1972). Die

Dauercysten können aufgrund ihrer geringen Größe mit den vorherrschenden Wasserströmungen transportiert werden (Anderson et al. 1985 b; Sarjeant et al. 1987). So sind sie auch in der Wassersäule nach *in situ* Bildung bzw. als resuspendierte Zelle nachgewiesen worden (u.a. Dale 1976, Reid 1978). Quantitative Erhebungen über das Vorkommen von Dauercysten im Pelagial sind aber bisher nur für das Tamar Ästuar an der englischen Kanalküste durchgeführt worden (Balch et al. 1983).

Die in der vorliegenden Studie durchgeführten Untersuchungen verfolgen das Ziel, die Bedeutung der Dauercystenbildung als Besiedlungsstrategie und als Rekrutierungspotential für Dinoflagellaten in deutschen Küstengewässern einzuschätzen und sollen im einzelnen folgende Fragestellungen beantworten:

### 1. Regionaler Ansatz

Welche Dauercysten-Arten kommen in rezenten Sedimenten der deutschen Küstengewässer von Nord- und Ostsee vor?

Spiegeln die Verteilungsmuster der Dauercysten die Phytoplanktonbesiedlung des jeweiligen Gebietes wider?

Kommen Dauercysten im Pelagial der Deutschen Bucht vor und zeigen sie hinsichtlich ihrer Verbreitung im Sediment Abweichungen?

Können Dauercysten im Wasser der Untersuchungsgebiete auskeimen und vegetative Zellen ausbilden?

### 2. Temporärer Ansatz

Beeinflussen Dauercysten die Jahresdynamik des Phytoplanktons in halbabgeschlossenen Brackwasserbecken an der schleswig-holsteinischen Westküste?

## 2. DIE RUHESTADIEN DER DINOFLAGELLATEN: TEMPORÄRCYSTEN UND DAUERCYSTEN

Während man die Blütenentstehung und -dynamik bis vor kurzem noch allein durch die unterschiedlichen externen Milieufaktoren (z.B. Licht, Nährsalzangebot, Temperatur, "grazing") zu erklären versuchte, wurde zu Beginn der achtziger Jahre zunehmend die Bedeutung von endogen fixierten Lebensstrategien für die Bestandserhaltung bei Dinoflagellaten erkannt. Neben speziellen symbiontischen Beziehungen (Endobakterien, "gardening") und der bei Dinoflagellaten weit verbreiteten Mixotrophie spielt bei vielen Arten die Fähigkeit zur Cystenbildung eine wesentliche Rolle. Allgemein kann das Überleben der Phytoplankter in für sie ungünstig gewordenem Wachstumsmilieu entweder als motile Zelle (u.a. Fornshell et al. 1984, Nakata & Iizuka 1987) oder mit einem Dauerstadium (Fryxell 1983) gesichert werden, das für das Auftreten der nächsten Generation verantwortlich ist. Im Lebenszyklus der Dinoflagellaten werden zwei Typen von Dauerstadien unterschieden: Die Temporärcysten und die Dauercysten (Dale 1983).

**Temporärcysten:** Temporärcysten kennt man bisher fast nur aus Laborkulturen einiger bestimmter Dinoflagellaten-Arten. Dieses nicht-motile Stadium, auch als "pellicle" (Anderson & Wall 1978) oder "ecdysal" Cyste (Taylor 1980) bezeichnet, wird durch asexuelle Umwandlung der motilen vegetativen Zelle gebildet (Abb. 1-1). Temporärcysten entwickeln sich schnell, wenn die Umweltbedingungen für die motilen Zellen in den Laborkulturen ungünstig werden (Schmitter 1979). Genauso schnell bilden sie aber auch wieder motile Populationen, wenn günstige Bedingungen herrschen (Anderson & Wall 1978). Diese Möglichkeit erlaubt es den Organismen, bei vorübergehend negativen Umwelteinflüssen in der Wassersäule zu überleben, ohne daß große morphologische Veränderungen vollzogen werden müssen (Dale 1979). Bisher ist das Vorhandensein von Temporärcysten in natürlichen Planktonpopulationen kaum beobachtet worden. Für *Gonyaulax polyedra* konnte die Bildung von Temporärcysten während einer Massenblüte nachgewiesen werden (Marasovic 1989). Diese Cysten wurden gebildet, als die Umweltbedingungen sich innerhalb kürzester Zeit stark änderten (Sauerstoffschwund, pH-Wertabnahme) und dabei starke Mortalität bei der Fauna beobachtet wurde. Ein weiterer Nachweis dieser Lebensstrategie gelang für *Glenodinium foliaceum*. Dieser Dinoflagellat ist weltweit als "red tide" Organismus bekannt (Jenkinson 1990). Massenentwicklungen von *G. foliaceum* konnten 1990 an der schleswig-holsteinischen Westküste im kleinen Rückhaltebecken bei Heringsand dokumentiert werden

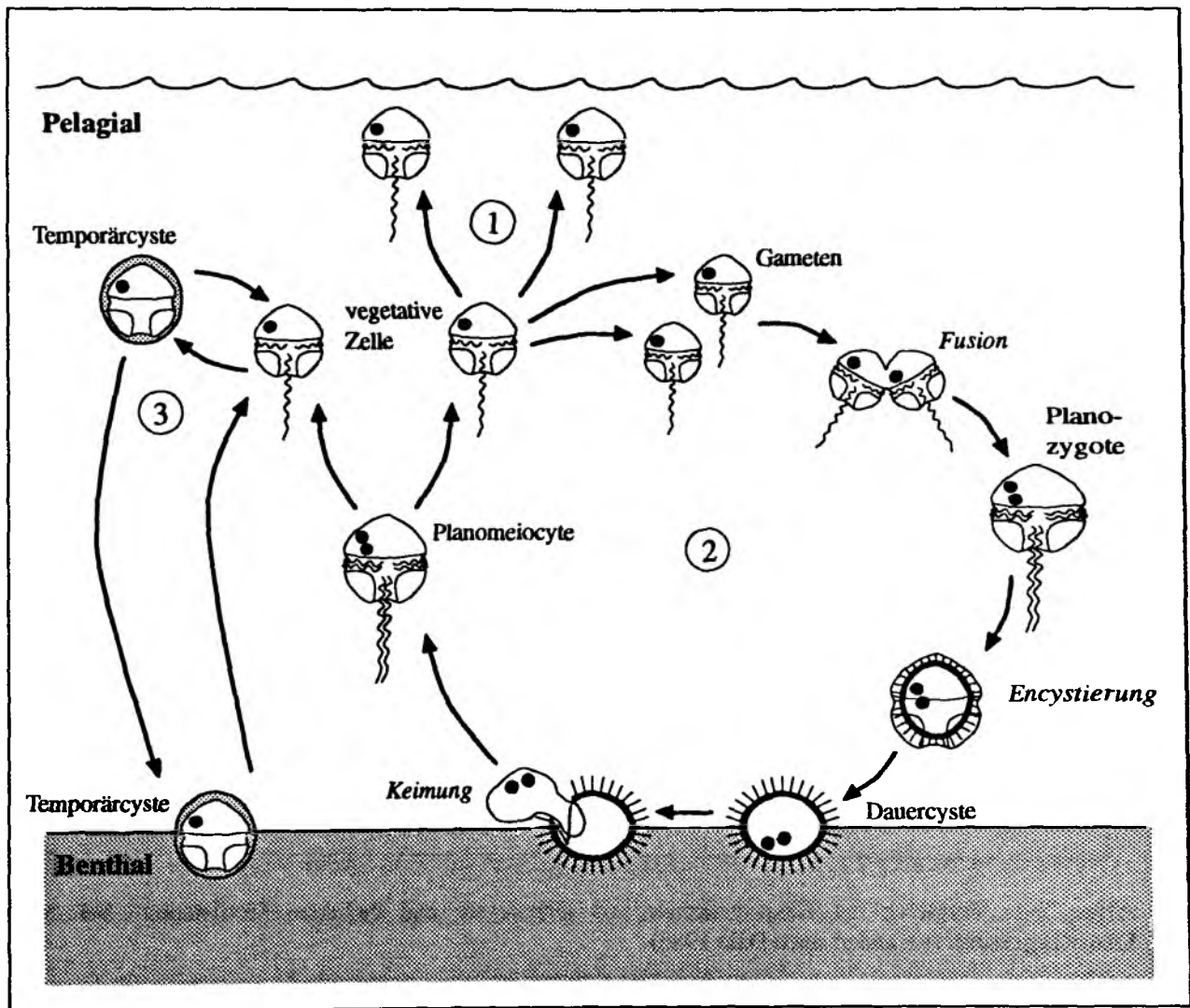


Abb. 2-1. Schematische Darstellung des Lebenszyklus von Dinoflagellaten (• = haploid; •• = diploid). (1) Ungeschlechtliche Vermehrung der vegetativen Zelle. (2) Geschlechtliche Fortpflanzung mit Bildung einer Dauercyste. (3) Abkapselung der vegetativen Zelle in eine Temporärcyste.

(Dietrich & Hesse 1990, Donner 1991). 1991 kam diese Art mehrmals kurz hintereinander mit jeweils über  $50 \times 10^6$  Zellen  $\text{dm}^{-3}$  zur Blüte. Durch eingestautes, salzreicheres Wattenmeerwasser brach die Blüte jedesmal zusammen, und gleichzeitig wurde auf dem Sediment und auf Pflanzenteilen ein sprunghafter Anstieg von Temporärcysten dieser Spezies mit Abundanzen bis zu 6100 Cysten  $\text{cm}^{-3}$  beobachtet (Nehring 1992). Wenige Tage später zeigten viele Temporärcysten eine Teilung ihres Protoplasmas bis zu einem 8-Zellstadium, und es konnte eine Erhöhung der Abundanz vegetativer Zellen in der Wassersäule festgestellt werden. Es scheint, daß die Bildung von Temporärcysten diesen Organismen erlaubt, mit reduziertem Stoffwechsel in einem latenten Stadium kurzfristig auftretende ungünstige Umweltbedingungen, wie z.B. Sauerstoffmangelsituationen oder starke Salinitäts erhöhungen, zu überstehen. Im Falle von *G. foliaceum* ist die Temporärcyste zusätzlich als im Sediment



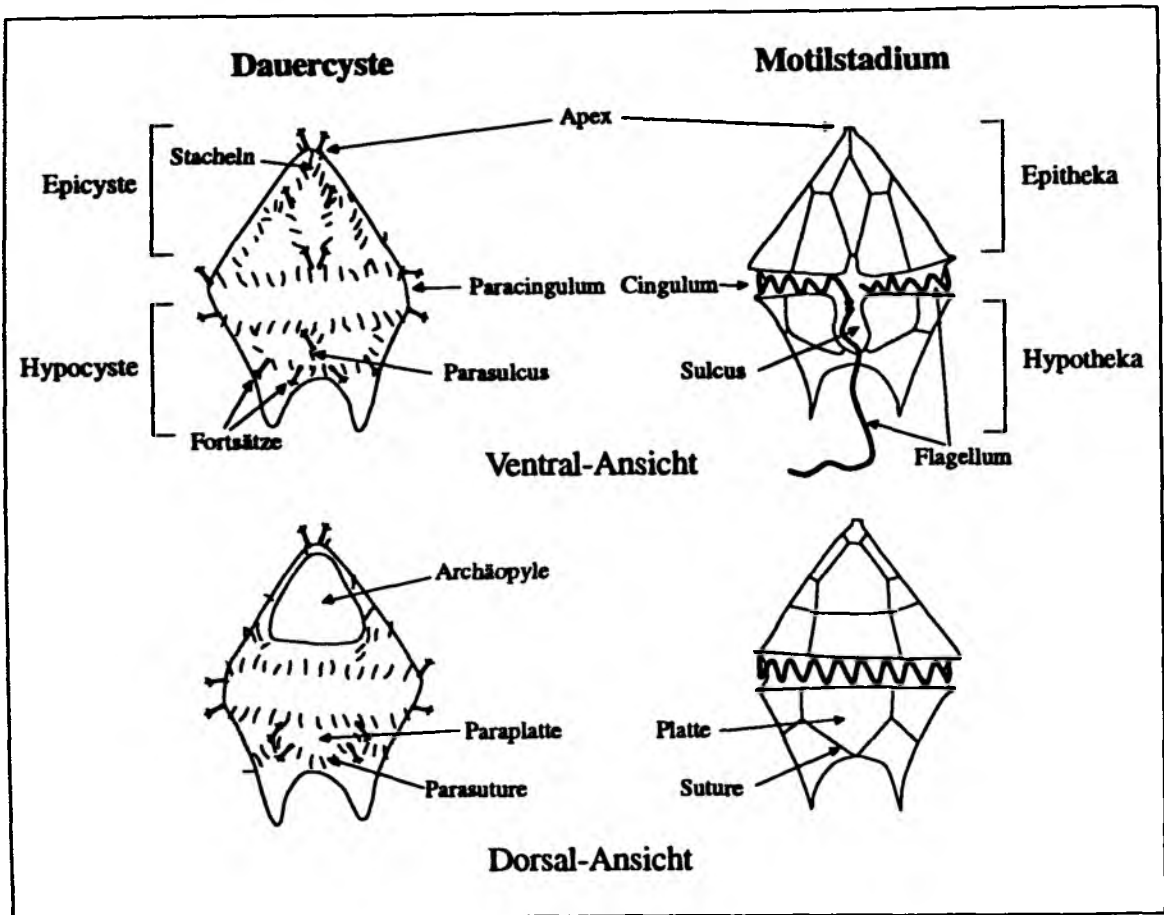


Abb. 2-2. Vergleich der Hauptmerkmale von Dauercyste und thekatem Motilstadium bei den Dinoflagellaten (verändert nach Dale 1983).

verstecktes Vermehrungsstadium anzusehen, das es ermöglicht, die Wassersäule massiv und unerwartet mit vegetativen Zellen wiederzubesiedeln. Temporärcysten sind somit ein wichtiger Faktor in bezug auf anhaltende und kurzfristig wiederkehrende Blüten in einem begrenzten Seegebiet.

**Dauercysten:** Dauercysten von Dinoflagellaten, bei den Geologen als bedeutende Gruppe von Mikrofossilien (Hystrichosphaeriden) bekannt (Bujak & Davies 1983, Evitt 1985, Jan Du Chêne et al. 1986, Lentin & Williams 1993) und vor allem für biostratigraphische Untersuchungen (z.B. zur Erdsondierung) benutzt (Sarjeant 1982), sind mit einem Sexualzyklus der vegetativen Zelle gekoppelt (u.a. Coats et al. 1984, Pfister 1984) (Abb. 1-1). Eine Serie von mitotischen Teilungen der vegetativen Zelle ergibt hochmotile Gameten, die bis zu einer Woche frei umherschwimmen (Anderson et al. 1983, Pfister & Anderson 1987). Jeweils zwei Gameten fusionieren in eine Zygote. Diese Planozygote behält die Flagellen beider Gameten und schwimmt bis zu 2 Wochen umher (Turpin et al. 1978). Innerhalb der

Zellwand kapselt sich dann der Protoplast ab, nachdem Reservestoffe (Lipidtropfen, Öl, Stärkekörner) gebildet worden sind. Nachdem sich die feste Cystenwand gebildet hat, die entweder aus Kutin, Sporopollenin-ähnlichem Material oder aus Kalzit besteht, bricht die Thekenhülle auf und gibt die Dauercyste frei. In vielen älteren Arbeiten wurde die Dauercyste oftmals auch als Hypnozygote oder "resting spore" bezeichnet. Einige Arten jedoch schließen ihren Sexualzyklus ohne Cystenbildung ab, indem sich direkt aus der Planozygote die vegetative Zelle entwickelt (Pfiester & Anderson 1987). Im Gegensatz zur Temporärcyste, bei der eine Artidentifizierung aufgrund der geringen morphologischen Unterschiede zwischen den einzelnen Arten schwierig ist, besitzen die Dauercysten vielfältige Erscheinungsformen (z.B. rund, oval oder mit Hörnern, mit oder ohne Stacheln). Zusätzlich ist vor allem die Archäopyle (Schlupfloch), die in verschiedene Typen unterteilt werden kann (Matsuoka et al. 1989), ein wichtiges Bestimmungsmerkmal. Bei lebenden Dauercysten ist diese Öffnung in der Cystenwand noch verschlossen und somit oftmals nicht zu erkennen. Excystiert sich aber der Organismus, wird die Archäopyle geöffnet, indem eine bestimmte Platte (Operculum) durch den ausschlüpfenden Protoplasten aufgedrückt wird. Die Form der Öffnung ist artkonstant.

Vor allem in paläontologischen Untersuchungen werden zur morphologischen Beschreibung einer Dauercyste eine Vielzahl an eigenständigen Begriffen verwendet (Williams et al. 1978), die sich aber bei den Cysten-Hauptmerkmalen oft direkt von der Theka-Terminologie ableiten (Abb. 2-2). Erst nach Ausschlüpfen wird vom Protoplasten als Planomeiocyte eine neue feste Thekenhülle aufgebaut, und nach mitotischer Teilung entstehen wieder zwei normale vegetative Zellen. Ein weiterer Unterschied zur Temporärcyste besteht darin, daß Dauercysten nicht direkt nach ihrer Bildung wieder auskeimen können. Die kürzeste Zeit, die bisher für Dinoflagellaten beobachtet worden ist, beträgt bei der Süßwasserart *Peridinium gatumense* 12 Stunden (Pfiester 1977); bei vielen anderen Arten beträgt die Nichtkeimfähigkeitsperiode mehrere Wochen und kann für *Gonyaulax tamarensis* bis zu 6 Monate andauern (Anderson & Keafer 1987). Die Keimung zum Motilstadium in küstennahen Gebieten wird dadurch wohl erst nach Sedimentation möglich (Anderson et al. 1985 b). Die Umwandlung in eine Dauercyste ist also kein schneller Prozeß und dient daher nicht dazu, kurzzeitige Streßsituationen zu überstehen, sondern bedeutet vielmehr eine längerfristige Ruhephase für die Organismen.

### 3. MATERIAL UND METHODEN

#### 3.1 Untersuchungsgebiete

##### 3.1.1 Deutsche Bucht (Nordsee)

Die Deutsche Bucht bildet den südöstlichen Teil der Nordsee und umfaßt ein Gebiet von ungefähr 40.000 km<sup>2</sup>, was 7 % der Gesamtfläche der Nordsee entspricht. Ihre geographischen Grenzen liegen zwischen 53,7° und 55° Nord und zwischen 6° und 9° Ost. Die landseitige Begrenzung im Osten bildet die Küste Schleswig-Holsteins mit den vorgelagerten Nordfriesischen Inseln. Im Süden wird das Gebiet durch die Küste Niedersachsens mit den vorgelagerten Ostfriesischen Inseln begrenzt.

Die Deutsche Bucht ist mit durchschnittlich 25 m Tiefe ein relativ flaches Meeresgebiet. Ihre Topographie ist geprägt durch das postglaziale Elbe-Urstromtal, welches sich in nordwestliche Richtung quer durch das Gebiet erstreckt, sowie durch die ausgedehnten Wattengebiete. Das Wattenmeer nimmt ca. 13 % der Gesamtfläche ein und ist im engeren Sinne ein Küstenübergangsraum, d.h. das Gebiet zwischen Außen- und Innenküste. Je nach Ausprägung der Außenküste läßt sich der Typ des offenen Watts, wie er vor dem inselfreien südlichen Teil Schleswig-Holsteins (Dithmarschen) zu finden ist, von demjenigen des Rückseitenwatts unterscheiden, welches in Nord- und Ostfriesland durch vorgelagerte Inseln charakterisiert und damit geschützt ist. Über die Seegats, die Durchlässe zwischen den Inseln und Sänden der Außenküste, bzw. über die Haupttidenrinnen steht das Wattenmeer im Wechsel der Gezeiten im ständigen Austausch mit der offenen Nordsee. Der Wasserkörper enthält Schwebstoffe, die bei sinkenden Strömungsgeschwindigkeiten (Stauphasen) in Ablagerungszonen des küstennahen Wattbereichs und durch die biologische Aktivität insbesondere der benthischen Filtrierer deponiert werden.

Die hydrographische Struktur der Deutschen Bucht ist durch eine starke Heterogenität gekennzeichnet (Dietrich 1950, Goedecke 1968, Frey & Becker 1986). Sie wird im wesentlichen bestimmt durch die Vermischung von salzhaltigerem Nordseewasser und stark Süßwasser beeinflusstem Küstenwasser. Der Süßwassereintrag erfolgt zu etwa 60 % durch die Elbe und zu etwa 26 % durch die Weser bei einer mittleren Festlandsabflußrate von 1355 m<sup>3</sup> s<sup>-1</sup> (DFG 1978).

Anhand der Phytoplanktonzusammensetzung ist eine zonale Gliederung der Deutschen Bucht erkennbar (Gerdes & Hesse 1993). Durch die spezifischen abiotischen Bedingungen des

Wattenmeeres (u.a. starke Turbulenz infolge von Gezeitenströmung und Winddruck, hohe Trübung und hohe Nährstoffkonzentrationen) ist die Phytoplanktonpopulation über das gesamte Jahr charakterisiert durch eine Dominanz der Diatomeen mit einem hohen Anteil an tychopelagischen Formen bzw. durch Massenentwicklungen der Schaumalge *Phaeocystis* im Frühsommer (Hesse & Nehring 1993, Hesse et al. im Druck). An der dem Wattenmeer vorgelagerten Elbfront kann es zu massiven Dinoflagellatenblüten kommen, die teilweise durch horizontale Advektion in das Wattenmeer verdriftet werden können (Hesse et al. 1989, Hesse et al. im Druck). Durch die vor allem während des Sommers und Herbstes auftretenden relativ stabilen hydrographischen Schichtungsverhältnisse am äußeren Rand der Deutschen Bucht (Kalle 1956, Frey & Becker 1986, Czitrom et al. 1988) werden auch in diesem Bereich erhöhte Biomassen an Dinoflagellaten beobachtet (Reid et al. 1990, Hesse & Nehring 1993). Für das Gebiet der Deutschen Bucht sind ca. 160 Dinoflagellaten-Arten nachgewiesen (Drebes & Elbrächter 1976, Elbrächter unpubl.).

Obwohl Dinoflagellaten im Bereich der Deutschen Bucht teilweise eine dominierende Rolle in der Phytoplanktonbesiedlung einnehmen, lagen für dieses Seegebiet bisher kaum Erkenntnisse über das Vorkommen von Dinoflagellaten-Dauercysten in rezenten Sedimenten vor. Deshalb stand bei der vorliegenden Untersuchung vornehmlich eine bestandsorientierte Analyse der räumlichen Verteilung von Dauercysten im Vordergrund. In Fallstudien sollte

Tab. 3-1. Positionen, Wassertiefe und Probennahmetermine der Stationen in der offenen Deutschen Bucht und durchgeführte Beprobung (S = Sediment), M: FS Meteor Oktober 1991, G: FS Gauss März 1992.

Deutsche Bucht									
Station	Koordinaten	Wassertiefe (m)	Datum	Beprobung	Station	Koordinaten	Wassertiefe (m)	Datum	Beprobung
M644	55° 35,89' N 4° 59,78' E	44	6.10.91	S	G11	54° 39,88' N 6° 45,20' E	39	8.3.92	S
M645	55° 43,95' N 6° 25,02' E	44	6.10.91	S	G20	54° 50,01' N 8° 00,02' E	16	10.3.92	S
M668	54° 15,01' N 7° 29,46' E	41	10.10.91	S	G35	54° 05,00' N 7° 50,00' E	44	11.3.92	S
M671	54° 14,00' N 8° 22,80' E	14	10.10.91	S	G36	53° 40,67' N 6° 25,09' E	25	8.3.92	S
G4	55° 00,00' N 6° 13,82' E	45	6.3.92	S	GE4	54° 08,43' N 8° 07,04' E	23	11.3.92	S
G9	54° 59,79' N 8° 15,04' E	15	7.3.92	S					

zusätzlich überprüft werden, ob das Oberflächenwasser mit resuspendierten Dauercysten besiedelt ist.

Im Oktober 1991 wurde eine erste Voruntersuchung über das Vorkommen und die Verbreitung von Dinoflagellaten-Dauercysten in rezenten Sedimenten der offenen Deutschen Bucht durchgeführt (FS METEOR, Reise Nr. 19). An insgesamt 4 Stationen, die nach größtmöglicher Ähnlichkeit im Sedimenttyp ausgesucht wurden, wurde jeweils die Sedimentoberfläche bis in 3 cm Tiefe beprobt (vgl. Tab. 3-6 in Kap. 3.2.1). Zwei der Stationen lagen in der Nähe von Helgoland, die anderen beiden Stationen am äußersten nordwestlichen Rand des Untersuchungsgebietes (Tab. 3-1).

Tab. 3-2. Positionen, Wassertiefe und Probennahmetermine der Stationen in der offenen Deutschen Bucht und durchgeführte Beprobung (S = Sediment; W = Wassersäule), H: FS Heincke April 1993.

Deutsche Bucht									
Station	Koordinaten	Wassertiefe (m)	Datum	Beprobung	Station	Koordinaten	Wassertiefe (m)	Datum	Beprobung
H3	54° 04,96' N 8° 05,23' E	22	31.3.93	S	H26	54° 40,07' N 6° 45,14' E	39	4.4.93	S,W
H5	55° 05,09' N 7° 49,75' E	44	31.3.93	S	H27	54° 40,06' N 7° 15,15' E	29	4.4.93	W
H8b	54° 08,98' N 8° 04,28' E	22	6.4.93	W	H28	54° 40,10' N 7° 45,28' E	20	4.4.93	S,W
H12b	54° 06,03' N 8° 32,54' E	17	6.4.93	W	H30	54° 15,12' N 7° 29,48' E	41	4.4.93	S,W
H14	54° 14,10' N 8° 22,73' E	12	3.4.93	S,W	H31	54° 13,26' N 6° 50,23' E	36	4.4.93	S,W
H15	54° 20,13' N 8° 09,98' E	16	3.4.93	W	H32	54° 29,86' N 6° 45,49' E	39	4.4.93	S,W
H16	54° 30,10' N 8° 10,21' E	15	3.4.93	W	H33	54° 00,04' N 6° 50,05' E	29	5.4.93	S,W
H18	54° 50,08' N 8° 00,08' E	14	3.4.93	S	H34	53° 59,96' N 7° 09,84' E	29	5.4.93	W
H19	55° 00,13' N 8° 14,94' E	13	3.4.93	S	H35	54° 09,91' N 7° 20,01' E	38	5.4.93	W
H22	55° 00,02' N 7° 30,21' E	27	2.4.93	S	H36	54° 07,04' N 8° 39,22' E	14	6.4.93	W
H24	55° 00,18' N 6° 29,81' E	46	2.4.93	S	H38	54° 07,04' N 8° 39,22' E	10	6.4.93	S,W
H25	53° 54,99' N 7° 45,85' E	25	3.4.93	W					

In einer weiteren Fahrt im Rahmen des TUVAS-Projektes (FS GAUSS, Reise Nr. 202) wurden im März 1992 die Sedimente an insgesamt 7 Stationen, die die verschiedenen

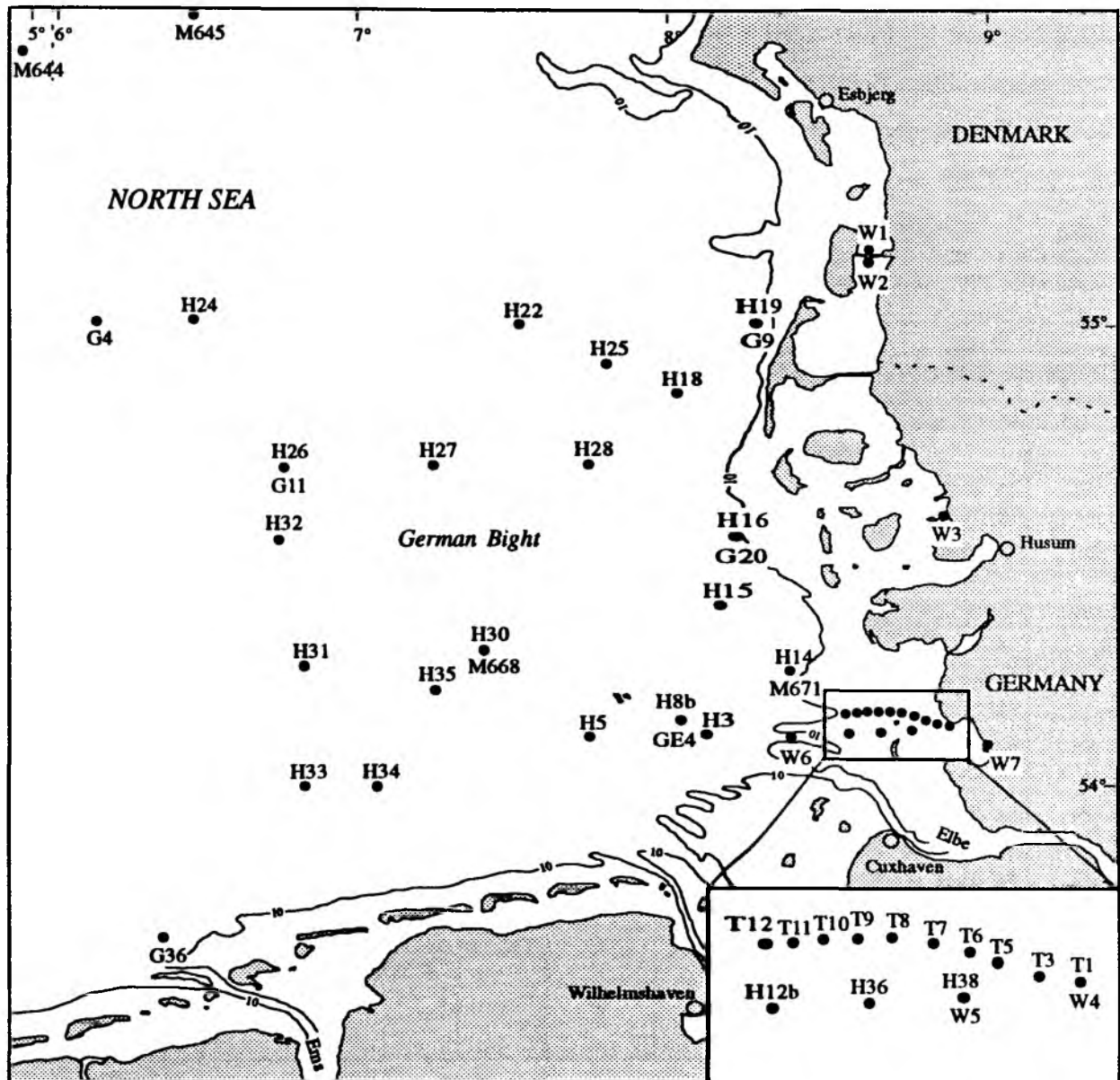


Abb. 3-1. Lage der Stationen in der Deutschen Bucht während der Untersuchungen M: Oktober 1991, G: März 1992, H: April 1993, W: Juni 1991, November 1992 bzw. April 1993 und T: Februar 1994.

Sedimenttypen (Sedimentkarte nach Figge), aber auch Wassermassen (u.a. Kalle 1956, Gerdes & Hesse 1993) des Untersuchungsgebietes erfaßten, auf Dauercysten beprobt (Tab. 3-1).

Um eine abgesicherte Interpretation über das Vorkommen und die Verbreitung der Dauercysten vor allem im Bereich der offenen Deutschen Bucht zu erlangen, wurde schließlich im April 1993 (FS HEINCKE, Reise Nr. 39) eine flächendeckende Aufnahme des Untersuchungsgebietes mit insgesamt 14 Stationen, die jeweils die obersten 3 cm bzw. an 2 ausgewählten Stationen (H14, H24) bis 6 cm Tiefe des Sedimentes umfaßten, durchgeführt

(Tab. 3-2).

Zwischen Juni 1991 und April 1993 wurde eine detaillierte Beprobung rezenter Wattedimente in ausgewählten Bereichen des nordfriesischen Wattenmeeres an zusätzlich 7 Stationen bis in einen Sedimenthorizont von 3 cm Tiefe vorgenommen (Tab. 3-3).

Tab. 3-3. Positionen, Wassertiefe und Probennahmetermine der Stationen im Nordfriesischen Wattenmeer und durchgeführte Beprobung (S = Sediment; W = Wassersäule), W: Juni 1991, November 1992, April 1993; T: FK Littorina Februar 1994.

Nordfriesisches Wattenmeer									
Station	Koordinaten	Wassertiefe (m)	Datum	Beprobung	Station	Koordinaten	Wassertiefe (m)	Datum	Beprobung
W1	55° 08,73' N 8° 36,51' E	0,5	21.4.93	S	T5	54° 08,56' N 8° 43,70' E		1.2.94	W
W2	55° 08,69' N 8° 36,51' E	0,5	21.4.93	S	T6	54° 09,15' N 8° 42,04' E		1.2.94	W
W3	54° 31,75' N 8° 52,04' E	2,5	19.6.91	S	T7	54° 09,82' N 8° 40,46' E		1.2.94	W
W4	54° 07,15' N 8° 51,75' E	12	17.11.92	S	T8	54° 10,23' N 8° 38,43' E		1.2.94	W
W5	54° 07,92' N 8° 43,81' E	10	17.11.92	S	T9	54° 10,43' N 8° 36,76' E		1.2.94	W
W6	54° 04,18' N 8° 20,22' E	13	17.11.92	S	T10	54° 10,63' N 8° 35,08' E		1.2.94	W
W7	54° 05,64' N 8° 57,16' E	0,5	19.6.91	S	T11	54° 10,83' N 8° 33,44' E		1.2.94	W
T1	54° 06,58' N 8° 52,35' E		1.2.94	W	T12	54° 11,02' N 8° 32,06' E		1.2.94	W
T3	54° 07,71' N 8° 47,20' E		1.2.94	W					

Ergänzend zu den Sedimentuntersuchungen wurde im April 1993 eine flächendeckende Beprobung des Oberflächenwassers der Deutschen Bucht (16 Stationen) für eine Analyse des Vorkommens und der Verbreitung von Dauercysten durchgeführt (Tab. 3-2).

Zusätzlich wurde im Februar 1994 während einer Wattenmeerschnittfahrt des Projektes TRANSWATT (FK Littorina) an 10 Stationen das Oberflächenwasser des Nordfriesischen Wattenmeeres im Bereich der Norderpiep beprobt (Tab. 3-3).

Abbildung 3-1 gibt eine Übersicht zur Lage der Stationen im Untersuchungsgebiet.

### 3.1.2 Beltringharder Koog und Speicherkoog Dithmarschen

Nach der schweren Sturmflut vom 16./17. Februar 1962 verabschiedete das Land Schleswig-Holstein im Jahre 1963 den Generalplan "Küstenschutz", der Deichverstärkungen und Verkürzungen der Deichlinien vorsah. Hauptziele dieser Eindeichungen waren neben der Verbesserung des Küstenschutzes die Gewinnung landwirtschaftlicher Nutzflächen sowie eine Optimierung der Entwässerungsverhältnisse des Hinterlandes. Um einen teilweisen Ersatz für die dabei verlorengegangenen Wattflächen zu schaffen, wurden in Schleswig-Holstein und Dänemark in Teilbereichen neugeschaffener Köge Brack- und Salzwasserbiotope eingerichtet (nach Brunckhorst & Claussen 1985: Beltringharder Koog ab 1987; Rantumbecken auf Sylt seit 1982; Speicherkoog Dithmarschen ab Herbst 1985; Margrethenkoog in Dänemark seit 1984) (Abb. 3-2). Bisher fehlen systematische und ökologische Analysen des Phytoplanktons in diesen stagnierenden Wasserkörpern; es finden sich jedoch konkrete Anhaltspunkte für Massenentwicklungen von Dinoflagellaten in Brackgewässern an der deutschen Nordseeküste bei Donner (1991) und Hesse et al. (1992). Letale Effekte toxischer Blüten auf Wirbeltiere sind bei Dietrich & Hesse (1990) und Nehring (1993 a) dokumentiert. Über die Häufigkeit derartiger "nuisance blooms" ist jedoch nichts bekannt.

Als Untersuchungsgebiete wurden an der Westküste Schleswig-Holsteins der Beltringharder und Dithmarscher Koog wegen der hier bereits in benachbarten Projekten geleisteten Voruntersuchungen sowie logistischer Gesichtspunkte (Erreichbarkeit) ausgewählt.

**Beltringharder Koog** (Abb. 3-3A): Durch die von 1983 bis 1987 vorgenommene Vordeichung der Nordstrander Bucht, bei der die Südspitze des Sönke-Nissen-Koogs mit dem Elisabeth-Sophien-Koog auf Nordstrand verbunden wurde, entstand der Beltringharder Koog. Mit einer Gesamtfläche von 33,10 km<sup>2</sup> stellt der Beltringharder Koog das zweitgrößte Kooggebiet Deutschlands dar. Kernstück dieses eingedeichten Wattgebietes bildet ein großes Salzwasserbecken, das keinen direkten Süßwasserzufluß besitzt. Seit der Deichschließung wurden umfangreiche Baumaßnahmen zur Gestaltung dieses "Salzwasserbiotops" durchgeführt: Vom nördlichen Lüttmoorsiel wurde in einem Bogen bis zum südlichen Holmer Siel eine 7 km lange, 15-20 m breite und 3-3 m tiefe Rinne ausgehoben. Das anfallende Sediment diente zur Aufspülung einer Sandhalbinsel, die aber in 1993 durch Wellenschlag stark erodiert wurde. Infolge von zwei ehemaligen Sandentnahmestellen im nördlichen und südlichen Teil des Beckens beträgt die maximale Tiefe ungefähr 15 m. Durch die zwei Siele



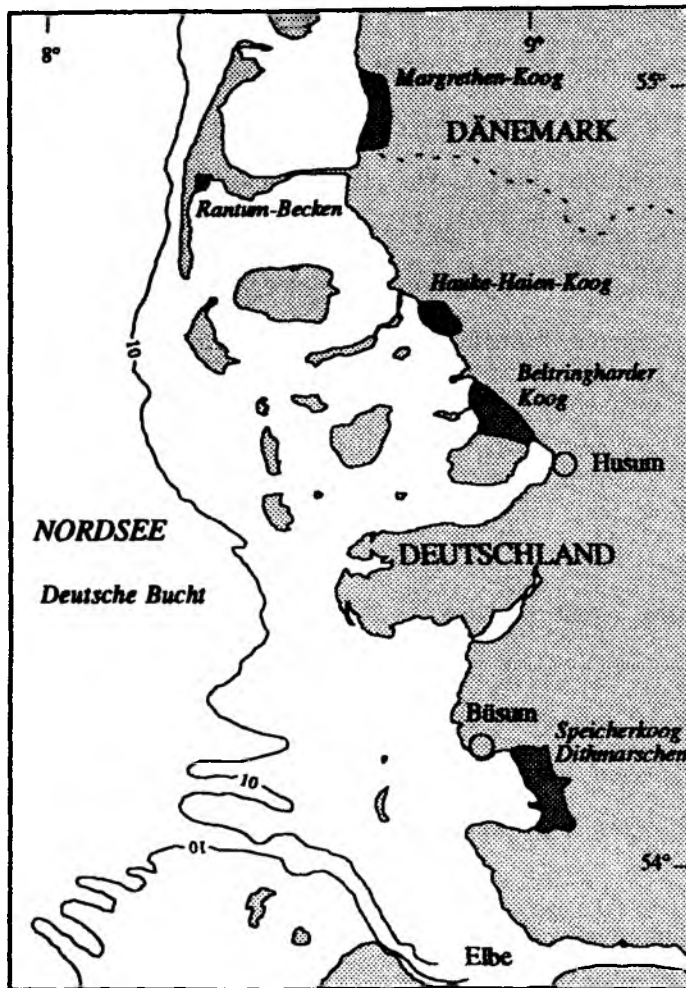


Abb. 3-2. Speicherköge und vergleichbare Gewässer an der schleswig-holsteinischen und dänischen Westküste.

im Seedeich soll ganzjährig ein Salzwasseraustausch mit dem Wattenmeer im natürlichen Tidenrythmus erfolgen. Dieses seit Juni 1989 laufende Bestreben konnte jedoch bisher nicht vollständig realisiert werden, da aus Sicherheitsgründen von September bis März lediglich ein Einstrom durch das nördlich gelegene Lüttmoorsiel erfolgen kann; der Ausstrom erfolgt dagegen über beide Siele. Da die Kapazität eines Sieles nicht ausreicht, um während einer Tide genügend Wasser einströmen zu lassen, kann im Winter der vorgesehene Tidenhub von 0,4 m nicht erreicht werden.

Die beiden übrigen Becken sind stets vom Süßwassereinfluß bestimmt. Das nördliche Becken wurde während des Untersuchungszeitraumes ohne direkte Wasserzufuhr vom Hinterland bzw. Wattenmeer belassen. Im Gegensatz hierzu wird das südlich gelegene Speicherbecken unter wasserwirtschaftlichen Gesichtspunkten betrieben. Es nimmt das Wasser des Jelstroms und der Arlau auf und entwässert in freiem Gefälle durch das südliche Auslaufbauwerk des

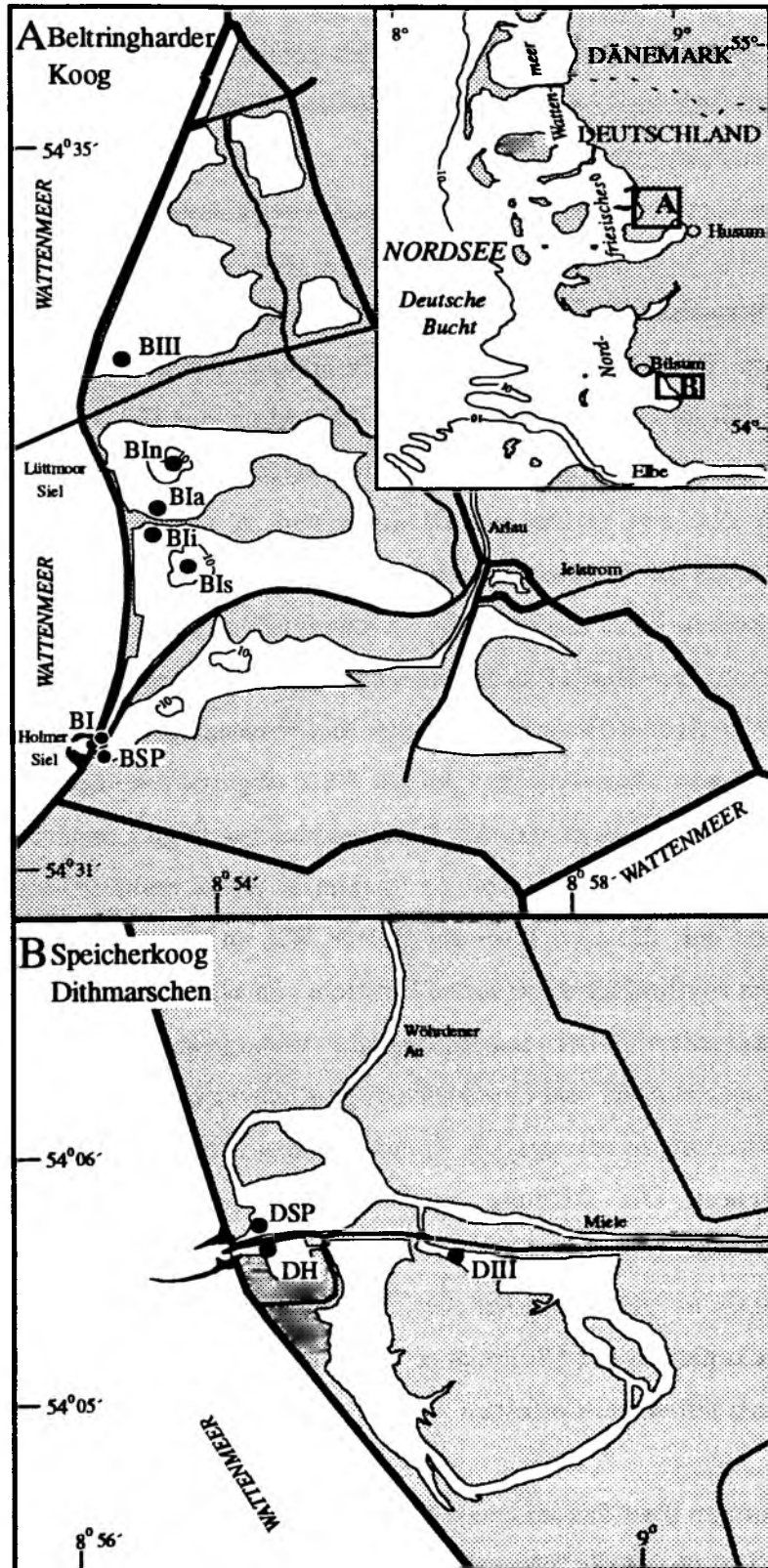


Abb. 3-3. Lage der Stationen während des Untersuchungszeitraumes 1991-1992. A) Beltringharder Koog. B) Speicherkoog Dithmarschen.

Holmer Doppelsiels ins Wattenmeer. Das Einzugsgebiet des Jelstrom umfaßt nur etwa 20 km<sup>2</sup>, welches im wesentlichen aus Marschflächen gebildet wird. Die Arlau entwässert ein Einzugsgebiet von 285 km<sup>2</sup>, von denen 89 % landwirtschaftlicher Nutzung unterliegen (Landesamt für Wasserhaushalt und Küsten 1987). Während des Untersuchungszeitraumes wurde kein Wattenmeerwasser in das Speicherbecken eingelassen.

**Speicherkoog Dithmarschen (Abb. 3-3B):** Der Speicherkoog Dithmarschen entstand durch die in den Jahren 1969-1978 in zwei Bauabschnitten durchgeführte Vordeichung der Meldorfer Bucht (Brunckhorst & Claussen 1985). Mit einer Gesamtfläche von 48 km<sup>2</sup> handelt es sich um das bisher größte eingedeichte Kooggebiet Deutschlands. Der Nordteil des Speicherkoogs besteht aus einem großflächigen und in weiten Teilen nur 1 m tiefen Speicherbecken, in das die Flußgewässer Miele, die Süderau, der Warweorter Kanal und die Wöhrdener Au münden. Über ein aus fünf Kammern (5,7 m Breite, 80 m Länge) bestehendes Sielbauwerk wird bei Bedarf in freiem Fall in das Wattenmeer entwässert. Durch die große Speicherkapazität des Beckens kann das Niederschlagwasser des Einzugsgebietes bei Sturmflutlagen und geschlossenen Siel bis zu 60 h eingestaut werden (Posny 1987). Im Südteil des Speicherkoogs liegt das als Salzwasserbiotop eingerichtete Naturschutzgebiet "Kronenloch". Das flache Salzwasserbiotop (maximale Wassertiefe 3,10 m) stellt eine etwa 7,5 km lange Rinne dar, die eine Insel umschließt. Wie im Beltringharder Koog wird auch hier versucht, durch rhythmisch gesteuerten Einstrom von Wattenmeerseewasser tideähnliche Bedingungen herzustellen. Über eine bewegliche Wehrklappe am Salzwassereinlauf am Becken des Meldorfer Hafens und eine gleichartige Klappe am Auslauf zum Speicherbecken werden die Tidebewegungen erzeugt. Die Wehrklappen werden über Wasserstandsmessungen dreier Pegel gesteuert. Die Öffnung der Wehrklappen erfolgt zur Flutzeit, sobald ein bestimmter Hafenwasserstand erreicht ist. Sie endet bei einem Salzwassereinstau in das Biotop von NN +0,7 m. Aufgrund der hierfür benötigten großen Wassermenge bei relativ geringer Durchflußkapazität der Wehrklappe kann eine Befüllung des Salzwasserbiotops nur über mehrere Naturtiden verteilt erfolgen.

Für die Untersuchungen über das saisonale Vorkommen von Dinoflagellaten-Dauercysten und ihren möglichen Einfluß auf die jahreszeitliche Phytoplanktonentwicklung im Beltringharder und Dithmarscher Koog wurde eine zeitlich enge Auflösung an festen Stationen der ausgewählten Süß- und Brackwasserbecken angestrebt. Die Stationen unterschieden sich insbesondere durch Salzgehalt, Strömungsgeschwindigkeiten, Wassertiefe und Trübung.

Für die Messungen der physikalischen Parameter und für die Planktonuntersuchungen im freien Wasser des Beltringharderkoogs wurden im nördlichen Becken eine Station (BIII), im Salzwasserbiotop zwei Stationen (BIa, BIi) sowie im südlichen Speicherbecken eine Station (BSP) eingerichtet. Auf allen Stationen wurde das Sediment auf das Vorkommen von Dinoflagellaten-Dauercysten bis in einen Tiefenhorizont von 2 cm untersucht. Als Ergänzung für die Cystenuntersuchungen wurden auch die Sedimente der zwei ehemaligen Sandentnahmestellen im Salzwasserbiotop (BIIn, BIs) bis in 3 cm Tiefe beprobt (Abb. 3-3A).

Für die Messungen der physikalischen Parameter, für die Plankton- sowie für die Cystenuntersuchungen (bis in 2 cm Sedimenttiefe) wurde im Dithmarscher Speicherkoog jeweils eine Station im Speicherbecken (DSP), im Salzwasserbiotop (DIII) und im Hafenbecken (DH) eingerichtet (Abb. 3-3B).

In Abhängigkeit von der Vegetationsperiode wurde vom Januar 1991 an die Planktondynamik einschließlich der abiotischen Randparameter in wöchentlicher bis monatlicher Frequenz zu einer festen Tageszeit untersucht. Quantitative Sedimentproben für Untersuchungen auf Cysten wurden in zwei- bis vierwöchentlichen Abständen seit Mai 1991 genommen. Die Untersuchungen endeten im Dezember 1992. Im Laufe des Untersuchungszeitraumes wurden die Beprobungspunkte im Einklang mit den bisherigen Erkenntnissen modifiziert. Tabelle 3-4 gibt hierzu eine Übersicht.

Tab. 3-4. Positionen und durchgeführte Messungen im Speicherkoog Dithmarschen und Beltringharder Koog von Januar 1991 bis Dezember 1992 (Ausnahmen sind angeführt).

	Speicherkoog Dithmarschen			Beltringharder Koog						
	DSP	DH	DIII	BI	BIa	BIi	BIIn	BIs	BSP	BIII
Koordinaten	54°05,7'N 8°57,1'E	54°05,6'N 8°57,1'E	54°05,0'N 8°58,5'E	54°31,8'N 8°52,5'E	54°32,9'N 8°52,9'E	54°32,9'N 8°52,9'E	54°33,2'N 8°53,2'E	54°32,7'N 8°53,3'E	54°31,8'N 8°52,5'E	54°33,8'N 8°52,5'E
Temperatur	+	+	+	+	ab 11.91	+	-	-	+	+
Salinität	+	+	+	+	ab 11.91	+	-	-	+	+
Sichttiefe	+	+	+	+	ab 11.91	+	-	-	+	+
Nährsalze	+	+	+	+	ab 11.91	+	-	-	bis 11.91	bis 11.91
Chlorophyll <i>a</i>	+	+	+	+	ab 11.91	+	-	-	bis 11.91	bis 11.91
Phytoplankton	+	+	+	+	ab 11.91	+	-	-	+	+
Dauercysten	ab 5.91	ab 6.91	ab 5.91 bis 11.91	-	5.91, ab 11.91	ab 5.91	5.91 8.92	5.91 8.92	ab 5.91 bis 11.91, 8.92	ab 5.91 bis 11.91, 8.92

### 3.1.3 Kieler Bucht (Ostsee)

Die Kieler Bucht liegt im westlichen Teil der Ostsee zwischen 54° und 55° Nord und zwischen 10° und 11° Ost. Im Süden und Westen wird das Gebiet von der Ostküste Schleswig-Holsteins begrenzt. Eine umfassende Beschreibung der Lage, der Tiefenverhältnisse und der Sedimentstruktur dieses Meeresgebietes ist bei Babenerd & Gerlach (1987) zu finden.

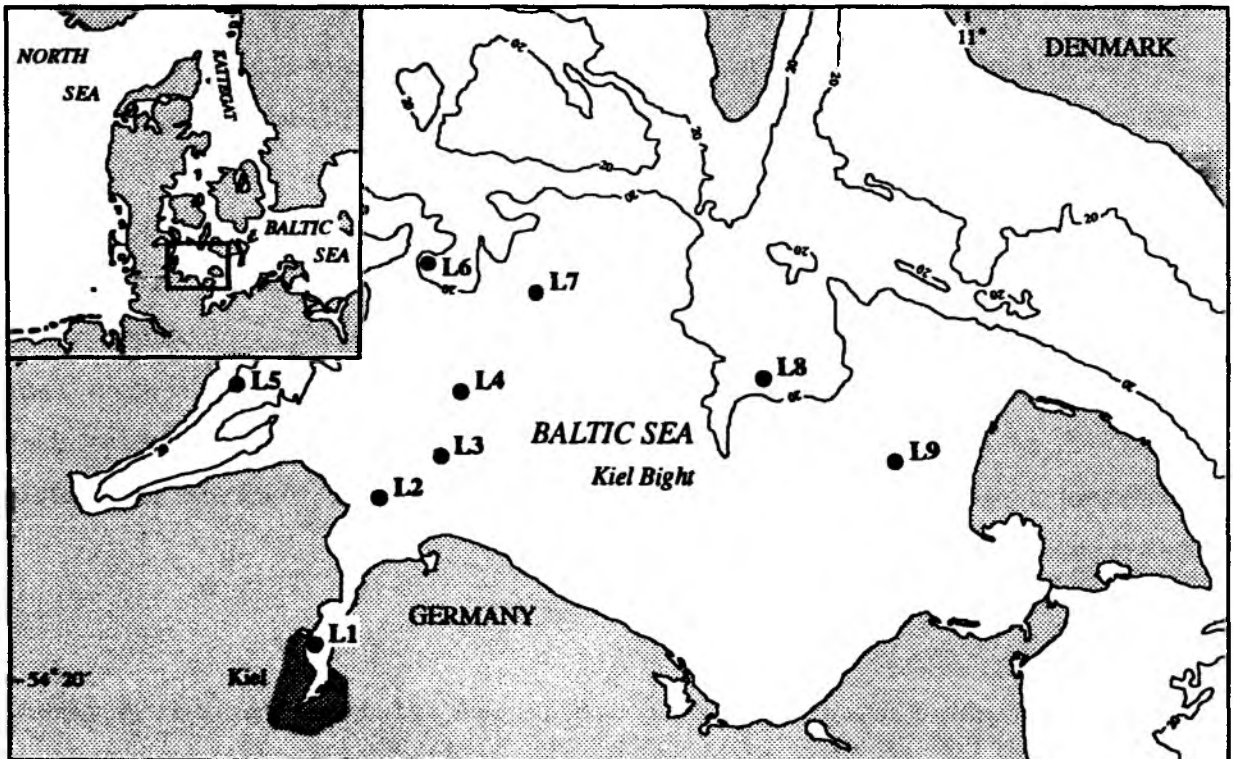


Abb. 3-4. Lage der Stationen in der Kieler Bucht während der Untersuchung L: April 1993.

Die Kieler Bucht ist von Rinnensystemen durchzogen, die für die hydrographischen Bedingungen eine entscheidende Rolle spielen. Das Strömungssystem wird durch einen Tiefeneinstrom salzreicheren Wassers aus dem Kattegat und durch den Einstrom salzärmeren Oberflächenwassers aus der zentralen Ostsee charakterisiert. Das Wasser in der Kieler Bucht ist als mesohalin einzustufen. Der Ausstrom von Oberflächenwasser erfolgt durch den kleinen und großen Belt in das Gebiet des Kattegats. Die mittlere Wassertiefe beträgt etwa 17 m, die flächenmäßig meistvertretene Tiefenstufe ist 19 bis 20 m (Babenerd & Gerlach 1987). Die flachsten Gebiete der Kieler Bucht (< 10 m) werden vorwiegend von Sand bzw. Restsediment bedeckt. Mit zunehmender Wassertiefe nimmt der Anteil feineren Materials zu, innerhalb von 22 m ist Schlack der überwiegende Oberflächensedimenttyp.

Während des Sommers ist oftmals eine stabile Schichtung des Wasserkörpers mit einer Pycnokline zwischen 10 und 15 m zu beobachten, die einen wesentlichen Einfluß auf die Phytoplanktonzusammensetzung hat. So wird die Phytoplanktongemeinschaft im Spätsommer und Herbst hauptsächlich von Dinoflagellaten dominiert (Lenz 1977, Smetacek 1975), die bis zu 90% der gesamten Phytoplankton-Biomasse erzeugen können (Willen et al. 1990). Für das Gebiet der Kieler Bucht sind über 180 Dinoflagellaten-Arten bekannt (Lenz 1977, Edler et al. 1984, Pankow 1990, HELCOM-Monitoring R. Hansen pers. Mitt.). Das Frühjahr ist durch eine Diatomeenblüte charakterisiert (Smetacek et al. 1984). Im Hochsommer kann hingegen das Picoplankton bis zu 65% der Biomasse und der Produktion stellen (Jochem 1990).

Tab. 3-5. Positionen, Wassertiefe und Probennahmetermine der Stationen in der Kieler Bucht und durchgeführte Beprobung (S = Sediment), L: FK Littorina April 1993.

Kieler Bucht					
Station	Name	Koordinaten	Wassertiefe (m)	Datum	Beprobung
L1	Tonne Kiel 1	54° 21,60' N 10° 09,80' E	13	21.4.93	S
L2	Kleverberg	54° 27,50' N 10° 14,70' E	20	21.4.93	S
L3	Kieler Tief	54° 29,20' N 10° 19,40' E	19	21.4.93	S
L4	Gabelsflach	54° 31,90' N 10° 21,00' E	11	21.4.93	S
L5	Boknis Eck	54° 32,10' N 10° 02,50' E	24	21.4.93	S
L6	Dorschmulde	54° 37,25' N 10° 18,60' E	21	20.4.93	S
L7	Kieler Bucht	54° 36,09' N 10° 26,88' E	18	20.4.93	S
L8	Süderfahrt	54° 32,45' N 10° 44,39' E	22	20.4.93	S
L9	Flüggesand	54° 29,10' N 10° 55,00' E	11	20.4.93	S

Die Kieler Bucht wurde als Untersuchungsgebiet für Dinoflagellaten-Dauercysten ausgesucht, weil die hier auftretenden Salinitäten den Verhältnissen in einigen Becken der Speicherköge entsprechen und weil es bisher nur geringe Kenntnisse über das Vorkommen von Dauercysten in diesem Seegebiet gibt. Es stand vornehmlich eine bestandsorientierte Analyse im Vordergrund. Weiterhin sollte aufgrund der Hinweise aus der Literatur über den Einfluß von Salinität auf die Cystenmorphologie sollte auf Habitusveränderungen bei den Cysten geachtet

werden.

Das Vorkommen von Dinoflagellaten-Dauercysten in rezenten Sedimenten der Kieler Bucht wurde im April 1993 auf einem flächendeckenden Stationsnetz, das insgesamt 9 Stationen umfaßte und verschiedene Wassertiefen und Sedimenttypen berücksichtigte, untersucht (Tab. 3-5). An den Stationen wurden jeweils die obersten 3 cm des Sedimentes beprobt, an 2 ausgewählten Stationen (L3, L5) wurde zudem eine Tiefe von 6 cm analysiert.

Abbildung 3-4 gibt eine Übersicht zur Lage der Stationen im Untersuchungsgebiet.

### 3.2 Dauercysten - Probennahme und -aufarbeitung

#### 3.2.1 Sediment

Je nach Einsatzgebiet, Verfügbarkeit und Sedimenttyp wurden verschiedene Geräte zur Sedimententnahme eingesetzt. Tabelle 3-6 gibt eine Übersicht über die Verwendung der verschiedenen Probennahmegeräte.

Tab. 3-6. Übersicht der verwendeten Bodenprobenentnahmegeräte bei verschiedenen Sedimenttypen.

		Sedimenttyp			
Gebiet	Datum	Schlick	sandiger Schlick	schlickiger Sand	Sand
offene Deutsche Bucht	Oktober 1991		Reineck Kastengreifer	Reineck Kastengreifer	
	März 1992	Jonasson & Olsson Kastengreifer	Jonasson & Olsson Kastengreifer		Jonasson & Olsson Kastengreifer
	April 1993	Meischner & Rumohr Schwerlot	Meischner & Rumohr Schwerlot	Meischner & Rumohr Schwerlot	BAH Kastengreifer
Wattenmeer	1991-1993	Meischner & Rumohr Schwerlot oder Handtechrohr	Meischner & Rumohr Schwerlot oder Foraminiferenlot		
Speicherkoog	1991-1992	Foraminiferenlot oder Handtechrohr	Handtechrohr	Handtechrohr	Handtechrohr
Kieler Bucht	April 1993	Meischner & Rumohr Schwerlot	Meischner & Rumohr Schwerlot	Meischner & Rumohr Schwerlot	Reineck Kastengreifer

**Deutsche Bucht:** Ungestörte Oberflächensedimentkerne in der offenen Deutschen Bucht wurden vom FS METEOR im Oktober 1991 mit einem Reineck Kastengreifer, vom FS

GAUSS im März 1992 mit einem modifizierten Kastengreifer nach Jonasson & Olansson (1966) und vom FS HEINCKE im April 1993 mit einem modifizierten Schwerelot nach Meischner & Rumohr (1974) bzw. mit einem kleinen Kastengreifer (Eigenbau der Biologischen Anstalt Helgoland) entnommen. Im Nordfriesischen Wattenmeer wurden die Sedimentkerne je nach Stationslage entweder mit kleinen Stechrohren per Hand (Station W1, W2, W7), von einem kleinen Boot mit einem Foraminiferenlot (W3) oder vom FK LITTORINA mit dem o.g. Schwerelot (W4, W5, W6) gewonnen (vgl. hierzu Abb. 3-1).

**Speicherbecken des Beltringharder und des Dithmarscher Koogs:** Die Probennahme in den Brackwasserbecken erfolgte mit Stechrohren (Durchmesser 2,6 cm) per Hand aus etwa 30-50 cm Wassertiefe. Die zwei 15 m tiefen Baggerlöcher (Station BIn und BIs) im Salzwasserbiotop des Beltringharder Koogs wurden von einem kleinen Boot der Universität Hamburg mit einem Foraminiferenlot beprobt.

**Kieler Bucht:** Ungestörte Oberflächensedimentkerne in der Kieler Bucht wurden vom FK LITTORINA im April 1993 mit dem o.g. Schwerelot bzw. einem Reineck Kastengreifer genommen.

**Probenaufarbeitung:** Aus den ungestörten Sedimentkernen der Kastengreifer und aus dem Schwerelotkern wurden jeweils mit o.g. kleinen Stechrohren zwei Unterprobenkerne genommen. Diejenigen Sedimentkerne, die mit dem Schwerelot bzw. Foraminiferenlot an Bord geholt worden sind, waren zuvor durch einen Stempel von unten nach oben vorsichtig hochgedrückt worden, bis nur noch eine zwei bis drei Zentimeter hohe Wasserschicht über dem jeweiligen Kern stand. Im Falle des Foraminiferenlotkerns wurde mit einem o.g. kleinen Stechrohr eine Unterprobe gewonnen, so daß das Lot jeweils zweimal eingesetzt wurde. Bis zur Verarbeitung wurden die Sedimentproben dunkel und kühl (4°C) gehalten.

Die weitere Aufarbeitung der Proben erfolgte in Anlehnung an die Richtlinien für Cystenuntersuchungen von Matsuoka et al. (1989). Jeweils ein Unterprobenkern wurde mit einer Rasierklinge in 0,5 dicke Scheiben bis zu einer Sedimenttiefe von 1 cm, alle weiteren Tiefenstufen in 1 cm dicke Scheiben aufgeteilt. Diese wurden zur Extraktion der Cysten in wäßriger Lösung für 2 min mit Ultraschall (Branson 52) behandelt und anschließend mit filtriertem Wasser der Entnahmestelle durch ein 250 µm Sieb auf ein 20 µm Sieb gespült. Die Maschenweite von 250 µm wurde gewählt, da Dauercysten im Durchmesser  $20 < x < 250$  µm groß sind. Zur Sicherheit wurde der Rückstand des 250 µm Siebes jedoch zusätzlich



mikroskopisch auf Cysten untersucht. Das zurückgehaltene Sediment auf dem 20 µm Sieb wurde vorsichtig in einen Behälter zurückgewaschen und auf 30 ml aufgefüllt.

### 3.2.2 Wassersäule

Für die Bestandsanalyse von Dauercysten im Oberflächenwasser der Deutschen Bucht (1 m Tiefe) wurden diskrete Wasserproben mit einem 5 l-Niskinschöpfer an ausgewählten Stationen während der FS HEINCKE Expedition im April 1993 sowie während der FK LITTORINA Fahrt im Februar 1994 auf einem Schnitt vom inneren Bereich der Meldorfer Bucht bis zur Wattenmeerkante genommen.

Exakt 5 l der gewonnenen Wasserproben wurden mit Hilfe eines Meßbechers durch ein 20 µm Sieb angereichert. Der Rückstand wurde vorsichtig in einen Behälter zurückgewaschen und - wie auch im Falle der Sedimentbeprobung geschehen - auf 30 ml aufgefüllt. Neben der Cystenzählung wurde der noch vorhandene Detritusgehalt semi-quantitativ (Häufigkeitsskala: von 1 - nur vereinzelt Detritusflocken bis 7 - Massenvorkommen) ermittelt.

### 3.2.3 Cystenzählungen und -identifikation

Je nach Cystenkonzentration wurden mehrere Milliliter bzw. bei Sandstationen die gesamten 30 ml der geschüttelten Unterprobe bei 200-facher Vergrößerung mit einem Invertmikroskop (Zeiss) quantitativ ausgezählt. Hierbei wurde zwischen lebenden Cysten (Protoplast vorhanden, keine Anzeichen von Plasmolyse) und nicht mehr keimungsfähigen bzw. leeren Cysten unterschieden.

Um eine statistische Absicherung und Reproduzierbarkeit der Ergebnisse zu gewährleisten, wurden für jede Probe bei genügend hoher Cystenkonzentration von der dominanten Gattung mindestens 50 Zellen gezählt (Fehlerbreite  $\pm 30$  %); insgesamt wurden mindestens 100 Individuen gezählt (Fehlerbreite  $\pm 20$  %).

Die meisten vorgefundenen Dauercysten wurden mit Hilfe von Originalliteratur lichtmikroskopisch identifiziert. Die Tabellen 3-7 & 3-8 geben eine Aufstellung über die bekannten cystenbildenden marinen und limnischen Dinoflagellaten mit entsprechender Literaturreferenz. Ein Bestimmungsschlüssel, der alle eindeutig dokumentierten rezenten marinen

Dauercysten-Arten umfaßt, findet sich in Appendix 1.

Neben der Grunderscheinungsform einer Cyste (z.B. rund, oval oder mit Hörnern, mit oder ohne Stacheln) ist vor allem die Archäopyle (= Schlupfloch), die in verschiedene Typen unterteilt werden kann (Matsuoka et al. 1989), ein wichtiges Bestimmungsmerkmal. Bei lebenden Cysten ist diese Öffnung in der Zellwand aber noch verschlossen und somit oftmals nicht zu erkennen. Excystiert sich der Organismus, wird eine bestimmte Platte (= Opercu-

Tab. 3-7. Nachgewiesene Dauercystenbildung bei rezenten marinen Dinoflagellaten mit entsprechender Literaturreferenz (\* = toxisch; [ ] = kein eindeutiger Nachweis).

Marine Arten			
<i>Alexandrium affine</i>	Fukuyo & Inoue 1990	<i>[Prorocentrum pyrenoideum]</i>	Bursa 1959
<i>Alexandrium catenella*</i>	Yoshimatsu 1981	<i>Protoceratium reticulatum</i>	Wall & Dale 1968 a
<i>Alexandrium cohorticula*</i>	Fukuyo & Pholpunthin 1990	<i>[Protoperidinium achromatium]</i>	Popovsky & Pfister 1990
<i>Alexandrium excavatum*</i>	Anderson & Wall 1978	<i>[Protoperidinium americanum]</i>	Bolch & Hallegraeff 1990
<i>Alexandrium fundyense*</i>	Hawryluk et al. 1992	<i>Protoperidinium avellana</i>	Lewis et al. 1984
<i>Alexandrium hiranoi</i>	Kita & Fukuyo 1988	<i>Protoperidinium brochii</i>	Blanco 1989 b
<i>Alexandrium leei</i>	Fukuyo & Pholpunthin 1990	<i>Protoperidinium claudicans</i>	Wall & Dale 1968 a
<i>Alexandrium lusitanicum*</i>	Blanco 1989 a	<i>Protoperidinium compressum</i>	Bolch & Hallegraeff 1990
<i>Alexandrium minutum*</i>	Bolch et al. 1991	<i>Protoperidinium conicoides</i>	Wall & Dale 1968 a
<i>Alexandrium monilatum*</i>	Walker & Steidinger 1979	<i>Protoperidinium conicum</i>	Kobayashi & Matsuoka 1984
<i>[Alexandrium ostenfeldii*]</i>	Braarud 1945	<i>Protoperidinium denticulatum</i>	Harland 1982
<i>Alexandrium pseudogonyaulax</i>	Montresor et al. 1993 a	<i>Protoperidinium divaricatum</i>	Bolch & Hallegraeff 1990
<i>Alexandrium tamarense*</i>	Anderson & Wall 1978	<i>Protoperidinium divergens</i>	Dale 1983
<i>Amphidinium carterae*</i>	Cao Vien 1967	<i>Protoperidinium excentricum</i>	Lewis et al. 1984
<i>[Cachonina niei]</i>	v. Stosch 1969 a	<i>[Protoperidinium expansum]</i>	Hallegraeff & Bolch 1992
<i>Cochlodinium sp.</i>	Matsuoka 1985 b	<i>[Protoperidinium grani]</i>	Meunier 1910
<i>Coolia monotis</i>	Faust 1992	<i>[Protoperidinium hangoei]</i>	Lewis et al. 1984
<i>Diplopelta parva</i>	Matsuoka 1988	<i>Protoperidinium latissimum</i>	Wall & Dale 1968 a
<i>Diplopelta symmetrica</i>	Dale et al. 1993 b	<i>Protoperidinium leonis</i>	Wall & Dale 1968 a
<i>Diplopsalis lebourae</i>	Matsuoka 1988	<i>Protoperidinium minutum</i>	Fukuyo et al. 1977
<i>Diplopsalis lenticula</i>	Matsuoka 1988	<i>[Protoperidinium nudum]</i>	Harland 1983
<i>Diplopsalopsis latipeltata</i>	Dale et al. 1993 b	<i>Protoperidinium oblongum</i>	Wall & Dale 1968 a
<i>Diplopsalopsis orbicularis</i>	Wall & Dale 1968 a	<i>Protoperidinium pentagonum</i>	Bolch & Hallegraeff 1990
<i>Encusulifera carinata</i>	Matsuoka et al. 1990	<i>Protoperidinium punctulatum</i>	Wall & Dale 1968 a
<i>[Fragilidium subglobosum]</i>	v. Stosch 1969 b	<i>Protoperidinium subinermis</i>	Bolch & Hallegraeff 1990
<i>Gonyaulax digitalis</i>	Wall & Dale 1967	<i>Protoperidinium thorianum</i>	Lewis et al. 1984
<i>Gonyaulax polyedra</i>	Nordli 1951	<i>Protoperidinium thulesense</i>	Dodge 1985 a
<i>Gonyaulax scrippsae</i>	Bolch & Hallegraeff 1990	<i>Pyrodinium bahamense</i>	
<i>Gonyaulax spinifera</i>	Bolch & Hallegraeff 1990	var. <i>bahamense</i>	Wall & Dale 1969
<i>Gonyaulax verior</i>	Matsuoka et al. 1988	var. <i>compressum*</i>	Matsuoka 1990
<i>Gotoius abei</i>	Matsuoka 1988	<i>Pyrophacus horologium</i>	Wall & Dale 1971
<i>[Gymnodinium breve*]</i>	Walker 1982	<i>Pyrophacus steinii</i>	
<i>Gymnodinium catenatum*</i>	Anderson et al. 1988	var. <i>steinii</i>	Matsuoka 1990
<i>Gyrodinium instriatum</i>	Kojima & Kobayashi 1992	var. <i>vancampoeae</i>	Wall & Dale 1971
<i>Gyrodinium resplendens</i>	Dale 1983	<i>Scrippsiella crystallina</i>	Lewis 1991
<i>Gyrodinium uncatenum</i>	Tyler et al. 1982	<i>Scrippsiella lachrymosa</i>	Lewis 1991
<i>[Heterocapsa triquetra]</i>	Braarud & Pappas 1951	<i>Scrippsiella mexicana</i>	Wall 1971
<i>Katodinium fungiforme</i>	Spero & Mores 1981	<i>Scrippsiella minima</i>	Gao et al. 1989
<i>Oblea rotunda</i>	Lewis 1990	<i>Scrippsiella patagonica</i>	Akselman & Keupp 1990
<i>Pentaparsodinium tyrrenicum</i>	Montresor et al. 1993 b	<i>Scrippsiella precaria</i>	Montresor & Zingone 1988
<i>Peridinium dalei</i>	Lewis 1991	<i>Scrippsiella rotunda</i>	Lewis 1991
<i>Pfiesteria piscimorte</i>	Burkholder et al. 1992	<i>Scrippsiella sweeneyae</i>	Wall & Dale 1968 a
<i>Pheopolykrikos hartmannii</i>	Matsuoka & Fukuyo 1986	<i>Scrippsiella trifida</i>	Lewis 1991
<i>Polykrikos tofoidii</i>	Morey-Gains & Ruse 1980	<i>Scrippsiella trochoidea</i>	Lewis 1991
<i>Polykrikos schwartzii</i>	Reid 1978	<i>Zygabikodinium lenticulatum</i>	Matsuoka 1988
<i>Prorocentrum lima*</i>	Faust 1993		

Tab. 3-8. Nachgewiesene Dauercystenbildung bei rezenten limnischen Dinoflagellaten mit entsprechender Literaturreferenz ( [ ] = kein eindeutiger Nachweis).

Süßwasser Arten			
[ <i>Amphidinium cryophilum</i> ]	Wedemeyer et al. 1982	<i>Peridinium aciculiferum</i>	Popovsky & Pfister 1990
<i>Ceratium carolinianum</i>	Wall & Evitt 1975	<i>Peridinium bipes</i>	
<i>Ceratium cornutum</i>	v. Stosch 1972	forma <i>occulatum</i>	Park & Hayashi 1993
<i>Ceratium furcoides</i>	Hickel 1988 a	<i>Peridinium cinctum</i>	
<i>Ceratium hirundinella</i>	Chapman et al. 1982	forma <i>ovoplanum</i>	Pfister 1975
<i>Ceratium rhomboides</i>	Hickel 1988 b	forma <i>westii</i>	Eren 1969
<i>Cryptocodinium colwelli</i>	Tuttle & Loeblich III 1975	<i>Peridinium cunningtonii</i>	Sako et al. 1984
[ <i>Cystodinium botaniasae</i> ]	Pfister & Lynch 1980	<i>Peridinium gatunense</i>	Pfister 1977
[ <i>Cystodinium cornificae</i> ]	Schilling 1891	<i>Peridinium inconspicuum</i>	Pfister et al. 1984
<i>Diplopsalis acuta</i>	Schiller 1937	<i>Peridinium limbatum</i>	Wall & Dale 1968
[ <i>Gleocodinium amargosium</i> ]	Klebs 1912	<i>Peridinium lubiniensisiforme</i>	Dilwald 1938
<i>Gleocodinium monianum</i>	Kelley & Pfister 1989	<i>Peridinium panardii</i>	Sako et al. 1987
[ <i>Gymnodinium chianatorporum</i> ]	Cridland 1958	<i>Peridinium volzii</i>	Pfister & Skvarla 1979
<i>Gymnodinium dodgii</i>	Sarma & Shyam 1974	<i>Peridinium willai</i>	Pfister 1976
<i>Gymnodinium fungiforme</i>	Biocheler 1952	<i>Peridinium wisconsinense</i>	Evitt & Wall 1968
[ <i>Gymnodinium fascium</i> ]	Bourelly 1970	<i>Woloszynskia apiculata</i>	v. Stosch 1973
<i>Gymnodinium helveticum</i>		<i>Woloszynskia cestocoetes</i>	Thompson 1950
forma <i>achroum</i>	Skuja 1948	[ <i>Woloszynskia coronata</i> ]	Wolozynska 1917
[ <i>Gymnodinium impatiens</i> ]	Skuja 1964	[ <i>Woloszynskia reticulata</i> ]	Thompson 1950
<i>Gymnodinium parvum</i>	v. Stosch 1972	[ <i>Woloszynskia tenuissima</i> ]	Wolozynska 1917
<i>Gymnodinium pseudopalustre</i>	v. Stosch 1973	<i>Woloszynskia tylosa</i>	Bibby & Dodge 1972

lum) durch den ausschließenden Protoplasten aufgedrückt. Die Form der somit sichtbaren Archäopyle ist artkonstant.

Zusätzlich zur morphologischen Cystendiagnose wurden an ausgesuchten Formen Keimungs-experimente u.a. zur Artidentifizierung durchgeführt (vgl. Kap. 3.2.5).

Nach wie vor wird eine duale Nomenklatur bei den Dauercysten verwendet: in biologisch ausgerichteten Untersuchungen wird die Dauercyste häufig nach ihrem vegetativen Stadium benannt, Paläontologen besitzen hingegen für die Dauercysten eine eigenständige Klassifikation. In der vorliegenden Untersuchung wurde ausschließlich der vegetative, thekate Name verwendet.

Eine nomenklatorische Besonderheit bildet *Gonyaulax spinifera*. Diese Art kann im Gegensatz zu den meisten anderen bekannten cystenbildenden Dinoflagellaten morphologisch sehr verschiedene Cystenformen ausbilden, was durch Taylor & Gaines (1989) als Einfluß unterschiedlicher Umweltbedingungen auf die vegetative Zelle interpretiert wird. Bisher keimten in Laborexperimenten aus sechs verschiedenen Cystentypen thekate Zellen von *G. spinifera* (Dodge 1989). Im Gegensatz zum biologischen Taxon, wo die zu *G. spinifera* gerechneten Cysten als *G. spinifera* Gruppe bezeichnet werden, besitzt jeder Cystentyp im paläontologischen Taxon einen eigenständigen Namen. Neben den bisher sechs eindeutig nachgewiesenen Cystentypen wird noch eine Vielzahl weiterer Formen zu *G. spinifera* gerechnet, die im paläontologischen Taxon hauptsächlich zur Gattung *Spiniferites* zusammen-

gefaßt. Dies ist aber problematisch, weil damit zu rechnen ist, daß sich hier neben *G. spinifera* noch eine oder mehrere weitere Arten im biologischen Sinne verbergen.

Probleme bei der Identifikation bereitete die teilweise schlechte Erhaltung dünnwandiger Cysten bzw. die Gruppe der sogenannten "round browns". Unter letzteren werden jene Formen zusammengefaßt, die eine runde äußere Form bei brauner Färbung ihrer Zellwand aufweisen. Hierunter verbirgt sich eine Vielzahl von Arten (vor allem aus *Protoperidinium* spp. und *Diplopsalid*-Gruppe), die nur teilweise anhand ihrer Größe klassifiziert werden können. Bei diesen und bei weiteren vorgefundenen Formen, zu denen keine Literaturbeschreibung existierte, wurde versucht, durch Keimungsexperimente (vgl. Kap. 3.2.5) anhand der vegetativen Zelle eine Artdiagnose zu erstellen. Geling dies nicht, wurden diese schwer bestimmbaren Formen entweder unter ihrer biologischen Gattung (z.B. *Protoperidinium* spp.) oder als *Dinocyste* indet. aufgeführt.

Für Analysen mit dem Rasterelektronenmikroskop wurden mit 2% Formalin fixierte Cysten einzeln auf PC-Membranfilter (Nuclepore 0,4 µm, 13 mm Durchmesser) gebracht und über eine aufsteigende Acetonreihe entwässert. Die Präparate wurden anschließend an der Luft getrocknet und dann mit Gold-Palladium überzogen (Balzers SCD 004). Als Rasterelektronenmikroskop wurde ein Zeiss DSM 940 verwendet.

Die wichtigsten Dauercysten-Taxa sowie einige unbekannte, aber regelmäßig auftretende Dauerstadien unbekannter Herkunft wurden fotografiert und sind als Fototafeln im Ergebnisteil aufgeführt. Eine umfassende Beschreibung aller in der vorliegenden Studie nachgewiesenen Dauercysten in den deutschen Küstengewässern findet sich im Appendix 2.

### 3.2.4 Dauerpräparate

Mit Hilfe von palynologischen Standardverfahren lassen sich bestimmte Dauercysten stark anreichern und zu Dauerpräparaten verarbeiten. Dadurch kann der Nachweis von sehr seltenen Arten erleichtert werden. Es muß aber darauf hingewiesen werden, daß 1) nur Cysten mit organischer Zellwand erhaltungsfähig sind, d.h. die wichtige Gruppe der kalkigen Cysten geht verloren, und 2) alle Individuen teilweise unter vollständigem Verlust des Protoplasmas abgetötet werden. Sie stehen somit für eine Vitalitätsabklärung nicht mehr zur Verfügung.

Die chemische Aufbereitung wurde in Zusammenarbeit mit Dr. W. Brenner und Dr. J. Matthießen (GEOMAR) durchgeführt.

Nicht mehr benötigtes Probenmaterial ausgesuchter Stationen wurde durch 150 µm Gaze mit entmineralisiertem Wasser naß gesiebt. Die Feinfraktion (<150 µm) wurde zunächst mit Salzsäure (HCL 10-20 %) behandelt, um Karbonate zu lösen. Nach dem Sieben mit entmineralisiertem Wasser durch 6 µm Gaze wurden die Silikate mit Flußsäure (HF 38-40 %) fünf Tage lang gelöst und durch erneutes Sieben mit 6 µm Gaze wurden die organischen Cysten angereichert. Homogenisierte Aliquotes der Proben wurden in Glycingelatine für die mikroskopische Auswertung auf Objektträger eingebettet und mit Paraffinwachs versiegelt. Die chemische Behandlung erfolgte mit kalten Säuren, um eine mögliche selektive Zerstörung peridinoider Cysten zu vermeiden (Dale 1976).

### 3.2.5 Keimungsexperimente und Identifikation vegetativer Zellen

Für Keimungsexperimente im Labor wurden ausgesuchte Dauercysten mit einer Pipette einzeln isoliert, in kleine sterile Inkubationskammern (Corning Cell Wells) überführt und mit verschiedenen ausgesuchten Medien aufgefüllt. Tabelle 3-9 gibt hierzu eine Übersicht. Medium f/2 wurde in den von Guillard & Ryther (1962) angegebenen Nährsalzkonzentrationen in 1 l filtrierte Oberflächenwasser aus der Deutschen Bucht bzw. Kieler Bucht zugegeben. Ein weiterer Ansatz mit Erdschreiber Medium nach Starr (1978) wurde leicht modifiziert. 1000 g Gartenerde wurde eine Stunde mit 1 l destillierten Wasser aufgekocht, und ein pH-Wert von 8-9 durch Zugabe von NaOH eingestellt. Nach Abkühlung wurde

Tab. 3-9. Verwendete Medien in den Keimungsexperimenten mit jeweiliger Salinität bzw. Gesamtgehalt an anorganisch gelösten Stickstoff (DIN) und Phosphat (DIP) im Herkunftswasser.

Medium		Salinität	DIN (µM dm <sup>-3</sup> )	DIP (µM dm <sup>-3</sup> )
Abkürzung				
DB	= 0,2 µm filtrierte Oberflächenwasser Deutsche Bucht	32,2 PSU	4,07	0,34
KB	= 0,2 µm filtrierte Oberflächenwasser Kieler Bucht	15,6 PSU	2,73	0,18
BI	= 0,2 µm filtrierte Oberflächenwasser Beltringharder Koog	19,4 PSU	5,12	0,28
DSP	= 0,2 µm filtrierte Oberflächenwasser Speicherkoog Dithmarschen	9,8 PSU	32,15	4,01
DB f/2	= f/2 nach Guillard & Ryther (1962) + DB	≈32,2 PSU		
KB f/2	= f/2 nach Guillard & Ryther (1962) + KB	≈15,6 PSU		
DB erd	= Erdschreiber Medium nach Starr (1978) + DB	≈30,5 PSU		

vorsichtig dekantiert, und 50 ml dieses Erdextrakts wurden zu 1 l filtrierten Nordseewasser hinzugegeben.

Die Cysten wurden bei Raumtemperatur ( $\approx 18^{\circ}\text{C}$ ) und normalem Tageslicht im Labor gehältert und regelmäßig mit einem Invertmikroskop auf Keimung überprüft. Wenn die Cysten nicht innerhalb von 14 Tagen geschlüpft waren, wurde das Experiment abgebrochen. Zur Kontrolle, ob tiefe Temperaturen Keimung verhindern, wurden Cysten bei  $\approx 4^{\circ}\text{C}$  über mehrere Monate bis zu 2 Jahren verbunden mit mehrmaligen Wasserwechsel gehältert.

Für eine genaue Artdiagnose der geschlüpften vegetativen Zelle wurden ausgesuchte Organismen mit einer Mikropipette einzeln isoliert, auf einen Objektträger in einen Tropfen filtriertes Wasser der Probenentnahmestelle überführt und lichtmikroskopisch analysiert. Zusätzlich wurde bei ausgesuchten Individuen ein Tropfen 2 %-iger Calcofluorwhite M2R Lösung nach Fritz & Triemer (1985) hinzugefügt, um die Thekalplatten der vegetativen Zelle für Epifluoreszenz bei violetter Bestrahlung anzufärben.

### 3.3 Abiotische Parameter und Phytoplanktonanalysen

#### 3.3.1 Sedimentklassifizierung

Die beprobten Sedimente wurden nach den verfügbaren Sedimentkarten (Nordsee: Sedimentkarte nach Figge; Kieler Bucht: Babenerd & Gerlach 1987), nach visuellem Eindruck und nach dem Gehalt an organischer Substanz klassifiziert.

Für die Bestimmung des Gehaltes an organischer Substanz im Sediment der untersuchten Stationen nach der Benthos-Standardmethode diente die mit dem zweiten kleinen Stechrohr entnommene Unterprobe. Hierzu wurde das Gewicht des obersten Sedimentzentrums zunächst im nassen Zustand, dann nach mind. 13-stündiger Trocknung bei  $65^{\circ}\text{C}$  und weiterhin nach mind. 13-stündiger Veraschung bei  $500-540^{\circ}\text{C}$  bestimmt. Aus den sich ergebenden Differenzen zwischen Trockengewicht und aschefreiem Trockengewicht wurde der Gehalt an organischer Substanz in Prozent berechnet. Für die Stationen in den Speicherkögen wurden etwa in 6-8-wöchigem Abstand diesbezügliche Analysen durchgeführt.

#### 3.3.2 Wassersäule

Die diskrete Probennahme im freien Wasser an den Stationen im Beltringharder und

Dithmarscher Koog erfolgte mit Hilfe eines Handschöpfgerätes (Pütz) von der Wasseroberfläche (ca. 0,3 m). Unmittelbar nach Beprobung wurden jeweils Unterproben für die Analyse der nachfolgend aufgeführten Zustandsgrößen abgefüllt.

**Temperatur, Salzgehalt und Sichttiefe:** Die Messung der Salinität sowie der Temperatur wurde mit Hilfe einer WTW-Sonde LF 191 mit einer Meßgenauigkeit von  $\pm 0,1\%$  bzw.  $\pm 0,2$  K durchgeführt. Messungen der Sichttiefe wurden mit einer Secchischeibe durchgeführt.

**Anorganische Nährsalze:** Nährsalzanalysen erfolgten an filtrierten (Whatman GFC, vorgewaschen) und anschließend tiefgeköhlt gelagerten Proben nach Grasshoff et al. (1983). Für die einzelnen Methoden gelten folgende Standardabweichungen: Ammonium  $\pm 4,8\%$ ; Nitrit  $\pm 0,02 \mu\text{M}$ ; Nitrat  $\pm 0,5 \mu\text{M}$ ; Phosphat  $\pm 15 \%$ ; Silikat  $\pm 6 \%$ .

**Chlorophyll a:** Zur Bestimmung des Chlorophyll a - Gehaltes diskreter Proben wurden je nach Partikelkonzentration 0,5 bis 1 l Meerwasser direkt nach Anschluß der Probennahme im Institutslabor durch GFC-Filter filtriert, und die Filter bis zu ihrer weiteren Verarbeitung bei  $-24^\circ\text{C}$  unter Lichtabschluß gelagert. Die Analyse erfolgte spektrophotometrisch nach der trichromatischen Methode. Zur Berechnung diente die Formel von Jeffrey & Humphrey (1975). Als Variationskoeffizient dieser Methode wurden  $\pm 6,3\%$  ermittelt (Hesse 1988).

**Phytoplankton:** Nano- und Mikroplankton wurden aus 100 ml Lugol-fixierten Schöpfproben (2,5 bis 40 ml Zählvolumen) quantitativ mit einem Invertmikroskop (veränderte Methode nach Utermöhl 1958) ausgezählt. Im speziellen wurde für das Nanoplankton bei 400-facher Vergrößerung eine Reihe bzw. bei sehr hohen Abundanzen ( $> 100$  Individuen pro Blickfeld) nur einzelne Blickfelder ausgewertet. Das Mikroplankton wurde in der gesamten Kammer bei 100-facher Vergrößerung ausgezählt; Bei Blüten wurden allerdings nur halbe Kammern oder Reihen berücksichtigt.

Um eine statistische Absicherung und Reproduzierbarkeit der Ergebnisse zu gewährleisten, wurden von den bestandsbildenden Formen stets weit über 50 Individuen gezählt (Edler 1979), bei blütenbildenden Formen mindestens 150 Zellen.

Eine weitere unfixierte Schöpf- sowie Netzprobe diente zur taxonomischen Analyse mit Lupe, Durchlicht- oder Invertmikroskop. Dabei wurden einzelne Organismen mit der Pipette isoliert und entweder lebend oder im fixierten Zustand mit Hilfe histologischer Verfahren gesondert untersucht. Zur genaueren Artdiagnose wurden für die Diatomeen Glühpräparate

(KMnO<sub>4</sub> + Säure) erstellt und mit 1.000-facher Vergrößerung analysiert. Weiteres Material und Dinoflagellaten wurden nach der Standard Critical-Point-Dry-Methode für Rasterelektronenmikroskopie präpariert.

Im Rahmen des Projektes "Phytoplankton Speicherköge" wurden die entsprechenden Daten freundlicherweise von der AG Küstenökologie des Forschungs- und Technologiezentrums Westküste Büsum und von Dr. J.-C. Riedel-Lorjé (Institut für Frischwasser- und Abwasserbiologie Hamburg) zur Verfügung gestellt.



4. DINOFLAGELLATEN-DAUERCYSTEN IN REZENTEN SEDIMENTEN DER DEUTSCHEN BUCHT

4.1 Arteninventar

Für die deutsche Nordseeküste sind Motilformen von 45 verschiedenen Dinoflagellatenarten bekannt, die in ihrem Lebenszyklus Dauercysten ausbilden können (Drebes & Elbrächter 1976, Elbrächter unveröffentl.). Darunter fallen auch mehrere potentiell toxische Arten, vor allem aus der Gattung *Alexandrium* (Tab. 4-1).

Bei der vorliegenden Untersuchung gelang es, verschiedene Cystenformen erstmalig für das Gebiet der Deutschen Bucht nachzuweisen. Insgesamt wurden 44 Typen isoliert, von denen 32 jeweils einer Art aufgrund mikroskopischer Analysen und durch Keimungsexperimente eindeutig zugeordnet werden konnten (Tab. 4-2; Abb. 4-1, 4-2 & 4-3).

Tab. 4-1. Nachgewiesene vegetative Zellen von cystenbildenden Dinoflagellaten in der Deutschen Bucht (modifiziert nach Drebes & Elbrächter 1976, Elbrächter unveröffentl.). + = benthische Art; \* = potentiell toxisch.

<i>Alexandrium affine</i> <i>Alexandrium excavatum</i> * <i>Alexandrium lusitanicum</i> * <i>Alexandrium ostenfeldii</i> * <i>Alexandrium pseudogonyaulax</i> <i>Alexandrium tamarense</i> * <i>Amphidinium carterae</i> * <i>Coolia monotis</i> * <i>Diplopelta parva</i> <i>Diplopsalis lebourae</i> <i>Diplopsalis lenticula</i> <i>Diplopsalopsis orbicularis</i> <i>Gonyaulax digitalis</i> <i>Gonyaulax scrippsae</i> <i>Gonyaulax spinifera</i>	<i>Gonyaulax verior</i> <i>Gyrodinium instriatum</i> <i>Gyrodinium uncatenum</i> <i>Katodinium fungiforme</i> <i>Oblea rotunda</i> <i>Peridinium dalei</i> <i>Polykrikos kofoidii</i> <i>Polykrikos schwartzii</i> <i>Prorocentrum lima</i> ** <i>Protoceratium reticulatum</i> <i>Protoperidinium avellana</i> <i>Protoperidinium claudicans</i> <i>Protoperidinium conicoides</i> <i>Protoperidinium conicum</i> <i>Protoperidinium denticulatum</i>	<i>Protoperidinium divaricatum</i> <i>Protoperidinium divergens</i> <i>Protoperidinium excentricum</i> <i>Protoperidinium leonis</i> <i>Protoperidinium minutum</i> <i>Protoperidinium oblongum</i> <i>Protoperidinium pentagonum</i> <i>Protoperidinium punctulatum</i> <i>Protoperidinium subinerm</i> <i>Protoperidinium thorianum</i> <i>Protoperidinium thulesense</i> <i>Pyrophacus horologium</i> <i>Pyrophacus steinii</i> var. <i>steinii</i> <i>Scrippsiella trochoidea</i> <i>Zygabikodinium lenticulatum</i>
--	--	--

Tabelle 4-2 gibt einen Überblick über das Vorkommen der nachgewiesenen Dauercystenarten, aufgliedert nach regional-hydrographischen Gesichtspunkten in drei verschiedene Bereiche der Deutschen Bucht.

**Küstenferner Bereich:** Dieses Gebiet ist gekennzeichnet durch relativ stabile hydrographische Schichtungsverhältnisse, vor allem während des Sommers und Herbstes (u.a. Kalle 1956, Frey & Becker 1986). Es umfaßt die Stationen, die nördlich des 54° 20' Breitengrades

und westlich des 7° 30' Längengrades (nordöstlicher Bereich der Deutschen Bucht) lagen. Insgesamt konnten hier 37 verschiedene Cystenformen nachgewiesen werden, von denen 30 Cystentypen auf Artniveau bestimmt werden konnten. Für *Alexandrium pseudogonyaulax*, *A. cf. tamarense* und *Protoperidinium claudicans* wurden nur lebende Cysten gefunden, für *Polykrikos kofoidii*, *Protoperidinium avellana*, *P. compressum* und *P. divaricatum* konnten jedoch nur leere Cysten nachgewiesen werden. Alle anderen Arten waren lebend und leer vorhanden.

**Küstennaher Bereich:** Dieses Gebiet umfaßt die Vermischungszone von salzhaltigerem Nordseewasser und stark süßwasserbeeinflußtem Küstenwasser. Es ist gekennzeichnet durch eine ausgeprägte haline Schichtung vor der nordfriesischen Küste bzw. durch eine deutliche sommerliche Temperaturschichtung vor der ostfriesischen Küste und dem meist küstenparallel ausgerichteten, zyklonal verlaufenden Reststrom (Goedecke 1968). Der küstennahe Bereich liegt zwischen der 10m-Wassertiefenlinie und der Grenze zum o.g. küstenfernen Bereich. Hier wurden insgesamt 31 verschiedene Cystenformen gefunden, von denen 26 einer Art zugeordnet wurden. Dauercysten von *Alexandrium cf. excavatum*, *Protoperidinium claudicans* und *P. subinermis* waren ausschließlich als Lebendfunde vorhanden, während für *Polykrikos kofoidii* und *Protoperidinium compressum* nur leere Dauercysten vorgefunden wurden. Die übrigen 21 Arten lagen jeweils in beiden Cystenzuständen vor.

**Wattenmeer:** Das Wattenmeer ist gekennzeichnet durch eine starke Turbulenz infolge von Gezeitenströmungen und Winddruck. Es umfaßt den Bereich des nordfriesischen Wattenmeeres vom landseitigen Rand bis zur 10m-Wassertiefenlinie als hypothetische seewärtige Grenze. Insgesamt konnten hier 25 verschiedene Cystenformen gefunden werden. Es war damit das formenärmste Gebiet. 22 Cystentypen konnten auf Artniveau bestimmt werden, von denen 1 Art nur als lebende Cyste (*Oblea rotunda*) gefunden wurde bzw. 4 Arten nur als leere Cysten (*Gonyaulax spinifera* Gruppe, *Polykrikos kofoidii*, *Protoperidinium claudicans* und *P. divaricatum*) nachgewiesen werden konnten.

Lediglich für die 4 Cystenarten *Alexandrium pseudogonyaulax*, *Polykrikos kofoidii*, *Protoperidinium compressum* und *P. divaricatum* wurden keine lebenden Vertreter während des Untersuchungszeitraumes nachgewiesen. Bei den als *Gonyaulax spinifera*-Gruppe bezeichneten Cystenformen wurden die im paläontologischen Taxon als *Spiniferites elongatus* bzw. *S. mirabilis* bekannten Typen unterschieden.

Tab. 4-2. Vorkommen von lebenden (♦) und leeren (◇) Dinoflagellaten-Dauercysten und unbekannten Dauerstadien in rezenten Sedimenten der Deutschen Bucht (+ = vegetatives Stadium nicht für die Deutsche Bucht nachgewiesen, vgl. Tab. 4-1; \* = erfolgreich zur Keimung gebracht, vgl. Kap. 8.1).

Deutsche Bucht					
	küstenferner Bereich		küstennaher Bereich		Wattenmeer
<i>Alexandrium</i> cf. <i>excavatum</i>	♦	◇	♦		
<i>Alexandrium pseudogonyaulax</i>		◇			
<i>Alexandrium</i> cf. <i>tamarense</i>	♦				
<i>Diplopsalis lenticula</i> *	♦	◇	♦	◇	
Diplopsalid Gruppe	♦	◇	♦	◇	
<i>Gonyaulax digitalis</i>	♦	◇	♦	◇	
<i>Gonyaulax polyedra</i> *	♦	◇			
<i>Gonyaulax scrippsae</i>	♦	◇			
<i>Gonyaulax spinifera</i> Gruppe	♦	◇	♦	◇	◇
<i>Gymnodinium catenatum</i> *	♦	◇	♦	◇	♦
<i>Oblea rotunda</i> *			♦	◇	♦
<i>Peridinium dalei</i> *	♦	◇	♦	◇	♦
<i>Pheopolykrikos hartmannii</i> *	♦	◇	♦	◇	♦
<i>Polykrikos kofoidii</i>		◇		◇	◇
<i>Polykrikos schwartzii</i> *	♦	◇	♦	◇	♦
<i>Protoceratium reticulatum</i> *	♦	◇	♦	◇	♦
<i>Protoperidinium avellana</i>		◇			
<i>Protoperidinium claudicans</i>	♦		♦		◇
<i>Protoperidinium compressum</i> *		◇		◇	
<i>Protoperidinium conicoides</i> *	♦	◇	♦	◇	♦
<i>Protoperidinium conicum</i> *	♦	◇	♦	◇	♦
<i>Protoperidinium denticulatum</i> *	♦	◇	♦	◇	♦
<i>Protoperidinium divaricatum</i>		◇			◇
<i>Protoperidinium leonis</i> *	♦	◇	♦	◇	♦
<i>Protoperidinium minutum</i> *	♦	◇	♦	◇	♦
<i>Protoperidinium oblongum</i> *	♦	◇	♦	◇	♦
<i>Protoperidinium pentagonum</i> A*	♦	◇	♦	◇	♦
<i>Protoperidinium pentagonum</i> B*	♦	◇	♦	◇	◇
<i>Protoperidinium punctulatum</i> *	♦	◇	♦	◇	♦
<i>Protoperidinium subinermis</i>			♦		◇
<i>Protoperidinium</i> spp.	♦	◇	♦	◇	♦
<i>Scrippsiella lachrymosa</i> *	♦	◇	♦	◇	♦
<i>Scrippsiella trifida</i> *	♦	◇	♦	◇	♦
<i>Scrippsiella trochoidea</i> *	♦	◇	♦	◇	♦
<i>Zygabikodinium lenticulatum</i> *	♦	◇	♦	◇	♦
Dinocyste indet.	♦	◇	♦	◇	♦
Röhrenstatoplast		◇		◇	◇
Sternhaarstatoplast		◇		◇	◇

Anhand von Keimungsexperimenten (vgl. Kap. 8.1) konnten für *Protoperidinium pentagonum* zwei morphologisch unterschiedliche Cystenvarianten nachgewiesen werden. Dem Typ A entspricht der schon lange dieser Art zugeordnete Cystentyp, der im paläontologischen Taxon als *Trinovantedinium capitatum* bezeichnet wird (Lewis et al. 1984). Typ B hingegen ist die als *Brigantedinium majusculum* bekannte Form, die bisher noch keiner Dinoflagellatenart eindeutig zugeordnet werden konnte. Es scheint, daß auch *P. pentagonum* die Fähigkeit besitzt, verschiedene Cystenformen auszubilden, wie es z.B. auch für *Gonyaulax spinifera* nachgewiesen wurde.

Beim Vergleich der drei Gebiete untereinander läßt sich feststellen, daß der küstenferne Bereich die größte Artenvielfalt zeigte. Im küstennahen Bereich war eine leichte Abnahme der Diversität festzustellen, die sich für das Gebiet des Wattenmeeres weiter verringerte. Die Unterschiede zwischen den drei Bereichen treten vor allem dann deutlich hervor, wenn seltene Arten ( $< 1 \text{ Cyste cm}^{-3}$ ) nicht berücksichtigt werden.

Mehrere Arten konnten als lebende Cysten nicht für alle drei Bereiche nachgewiesen werden. *Alexandrium* cf. *tamarense*, *Gonyaulax polyedra* und *G. scrippsae* wurden nur in küstenfernen Sedimenten gefunden. *A.* cf. *excavatum*, *Diplopsalis lenticula*, Diplopsalid Gruppe, *G. digitalis*, *G. spinifera* Gruppe, *Protoperidinium claudicans* und *P. pentagonum* Typ B wurden im küstenfernen und auch im küstennahen Bereich nachgewiesen, jedoch nicht für das Wattenmeer. Anders hingegen sieht es für die zwei Arten *Oblea rotunda* und *P. subinermis* aus, die im küstennahen Sediment und im Wattenmeer gefunden wurden. Möglicherweise deuten die Cystenverkommen auf den Hauptlebensbereich der jeweiligen Arten. Für vegetative Zellen von *O. rotunda* ist eine neritische Lebensweise nachgewiesen (Lewis 1990).

Die Motilstadien der meisten vorgefundenen Dauercystenarten sind im Pelagial der Deutschen Bucht nachgewiesen. Es traten jedoch eine Reihe von Cystenformen auf, die bisher als Motilstadium im Plankton der Deutschen Bucht nicht beobachtet worden sind. Dieses trifft zu für *Gonyaulax polyedra*, für den potentiell toxischen und als Verursacher von paralytischer Muschelvergiftung bekannten *Gymnodinium catenatum*, für *Pheopolykrikos hartmannii*, *Scrippsiella lachrymosa* und *S. trifida*, für die jeweils lebende und leere Cysten gefunden wurden. Das gleiche gilt für *Protoperidinium compressum*, die allerdings nur als leere Cyste vorkam. Alle diesen Cystenformen haben jeweils ein charakteristisches Aussehen,

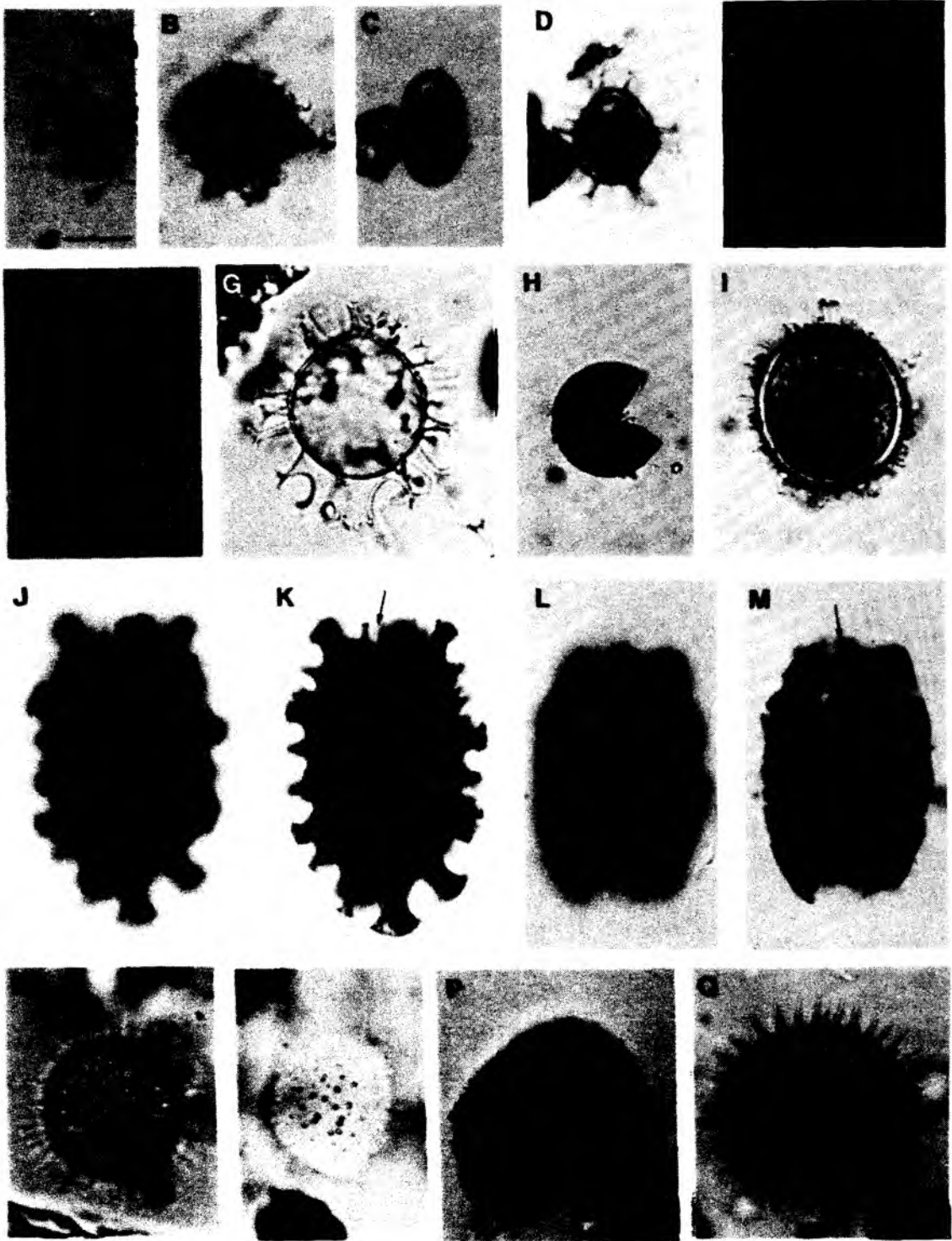


Abb. 4-1. Dinoflagellaten-Dauercysten, isoliert aus rezenten Sedimenten der Deutschen Bucht. (A) *Alexandrium* cf. *excavatum*. (B) *Alexandrium* *pseudogonyaulax*. (C) *Alexandrium* cf. *tamarense*. (D) *Gonyaulax* *digitalis*. (E) *Gonyaulax* *scrippsae*. (F-G) *Gonyaulax* *spinifera*, (F) Typ *Spiniferites* *elongatus*, (G) Typ *Spiniferites* *mirabilis*. (H) *Gymnodinium* *catenatum*, leere Cyste mit rißförmiger Archäopyle. (I) *Pheopolykrikos* *hartmannii*. (J-K) *Polykrikos* *kofoidii*, (J) Oberflächenaufsicht, (K) medianer Fokus, Archäopyle (Pfeil). (L-M) *Polykrikos* *schwartzii*, (L) Oberflächenaufsicht, (M) medianer Fokus, Archäopyle (Pfeil). (N-O) *Protoceratium* *reticulatum*, (N) Cyste mit langen Fortsätzen, Archäopyle (Pfeil), (O) Cyste mit kurzen Fortsätzen (nodular Form), Oberflächenaufsicht. (P) *Protoperidinium* *claudicans*. (Q) *Protoperidinium* *conicum*, Archäopyle (Pfeil). Maßstrich: 18  $\mu\text{m}$  in (B,E-M,P,Q), 20  $\mu\text{m}$  in (N,O), 40  $\mu\text{m}$  in (A,C,D).

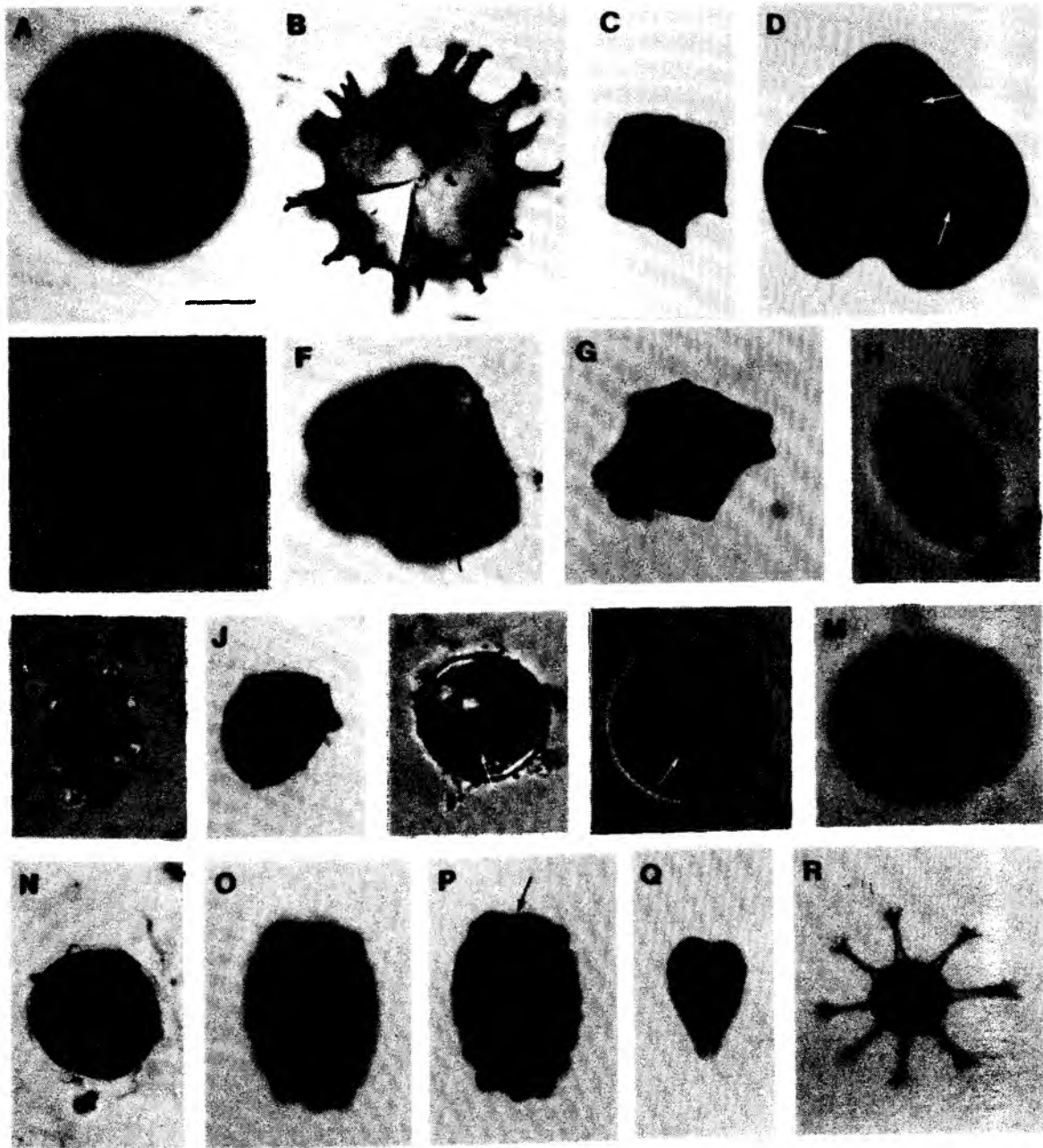


Abb. 4-2. Dinoflagellaten-Dauercysten und unbekannte Dauerstadien, isoliert aus rezenten Sedimenten der Deutschen Bucht. (A) *Protoperidinium denticulatum*. (B) *Protoperidinium divaricatum*. (C) *Protoperidinium leonis*. (D) *Protoperidinium oblongum*, Öltröpfchen (Pfeile). (E-F) *Protoperidinium pentagonum* Typ A, (E) medianer Fokus, (F) Oberflächenaufsicht mit Präcingulum (Pfeil). (G) *Protoperidinium subinerme*. (H) *Scrippsiella lachrymosa*, Oberflächenaufsicht. (I) *Scrippsiella trifida*, Archäopyle (Pfeil). (J) *Zygabikodinium lenticulatum*, Cyste noch umgeben von Thekenhülle. (K) Dinocyste indet. Typ. C, Akkumulationskörper (Pfeil). (L-M) Dinocyste indet. Typ. B, (L) medianer Fokus, (M) Oberflächenaufsicht. (N) Dinocyste indet. Typ. H, cf. *Protoperidinium americanum*. (O-P) Dinocyste indet. Typ. K, cf. *Polykrikos* sp., (O) Oberflächenaufsicht, (P) medianer Fokus, Archäopyle (Pfeil). (Q-R) Unbekannte Dauerstadien, (Q) ? *Tintinnencyste* (? *Favella* sp.), (R) Röhrenstatoplast, *Polyasterias problematica*. Maßstrich: 18  $\mu$ m in (G-I, K-M), 20  $\mu$ m in (A, B, D-F, N), 40  $\mu$ m in (C, J, O-R).

so daß eine Verwechslung ausgeschlossen ist (Abb. 4-1, 4-2 & 4-3; vgl. Appendix 2).

In Ergänzung zu den 32 identifizierten Dauercysten wurden 12 unbekannte Typen von Dinoflagellaten-Dauercysten in der Deutschen Bucht vorgefunden, für die auch in der Literatur keine eindeutige Beschreibung vorliegt (vgl. Appendix 2).

Dazu zählen braune, runde Cysten (30-52 µm im Durchmesser) mit einer leicht strukturierten Oberfläche, die oftmals mit einem leichten Schleimfilm, an dem Sedimentpartikel hafteten, umgeben waren. Durch Keimungsexperimente wurden einige morphologisch abgrenzbare Typen dieses Formenkreises als *Gymnodinium catenatum*, *Diplopsalis lenticula* und *Olea rotunda* bestimmt. Der Rest, der vermutlich in erster Linie den Arten *Diplopsalis lebourae*, *Diplopsalopsis orbicularis*, *Gotoius abei* zuzuordnen wäre, wurde als Diplopsalid Gruppe zusammengefaßt.

Braune, runde Cysten mit glatter Oberfläche (35-68 µm im Durchmesser), die entweder nicht auskeimten oder deren Archäopyle nicht zu erkennen war, wurden aufgrund ihres Aussehens als *Protoperidinium* spp. bestimmt.

Die restlichen 10 unbekannten Cystenformen wurden als Dinocyste indet. Typ A,B,C,D,E,G, H,I,J oder K bezeichnet (vgl. Appendix 2). Ihr Vorkommen beschränkte sich oftmals auf nur sehr wenige Stationen.

Zwei der unbekannten Cystentypen (Typ A und Typ D) waren teilweise auch von quantitativer Bedeutung. Beide Cysten sind rund mit einer hellen Cystenwand und besitzen im Protoplasma jeweils einen großen gelb/orangen Akkumulationskörper. Signifikant unterscheiden sie sich in ihrer Größe (21-25 µm bzw. 48-55 µm im Durchmesser). Derartige Cysten sind auch in anderen Untersuchungen beschrieben worden (u.a. Braarud 1957), wobei in Versuchen mit Reinkulturen die kleinere Form der Art *Scrippsiella trochoidea* zugeordnet werden konnte. Es stellt sich die Frage, ob für diese Art ein zweiter Dauercystentyp neben der gewöhnlichen, bestachelten Kalzitcyste existent ist.

Dinocyste indet. Typ K ist eine äußerst interessante Cystenform, die in der Deutschen Bucht erstmalig belegt werden konnte. Diese länglich-ovale, graue Cyste (ca. 105 µm lang, ca. 73 µm breit) besitzt auf ihrer Oberfläche zahlreiche runde Noppen (bis zu 14,5 µm im Durchmesser). Die Cystenmorphologie und die auf einer Kopfseite gelegene runde Archäopyle (Typ "tremic" sensu Matsuoka 1985 b) lassen vermuten, daß dieser unbekannte Cystentyp zur Gattung *Polykrikos* gehört. Bis heute sind aber für *Polykrikos* bislang nur die morphologisch sicher abzugrenzenden Cysten von *P. kofoidii* und *P. schwartzii* beschrieben, die beide auch in der vorliegenden Studie z.T. recht häufig gefunden wurden.

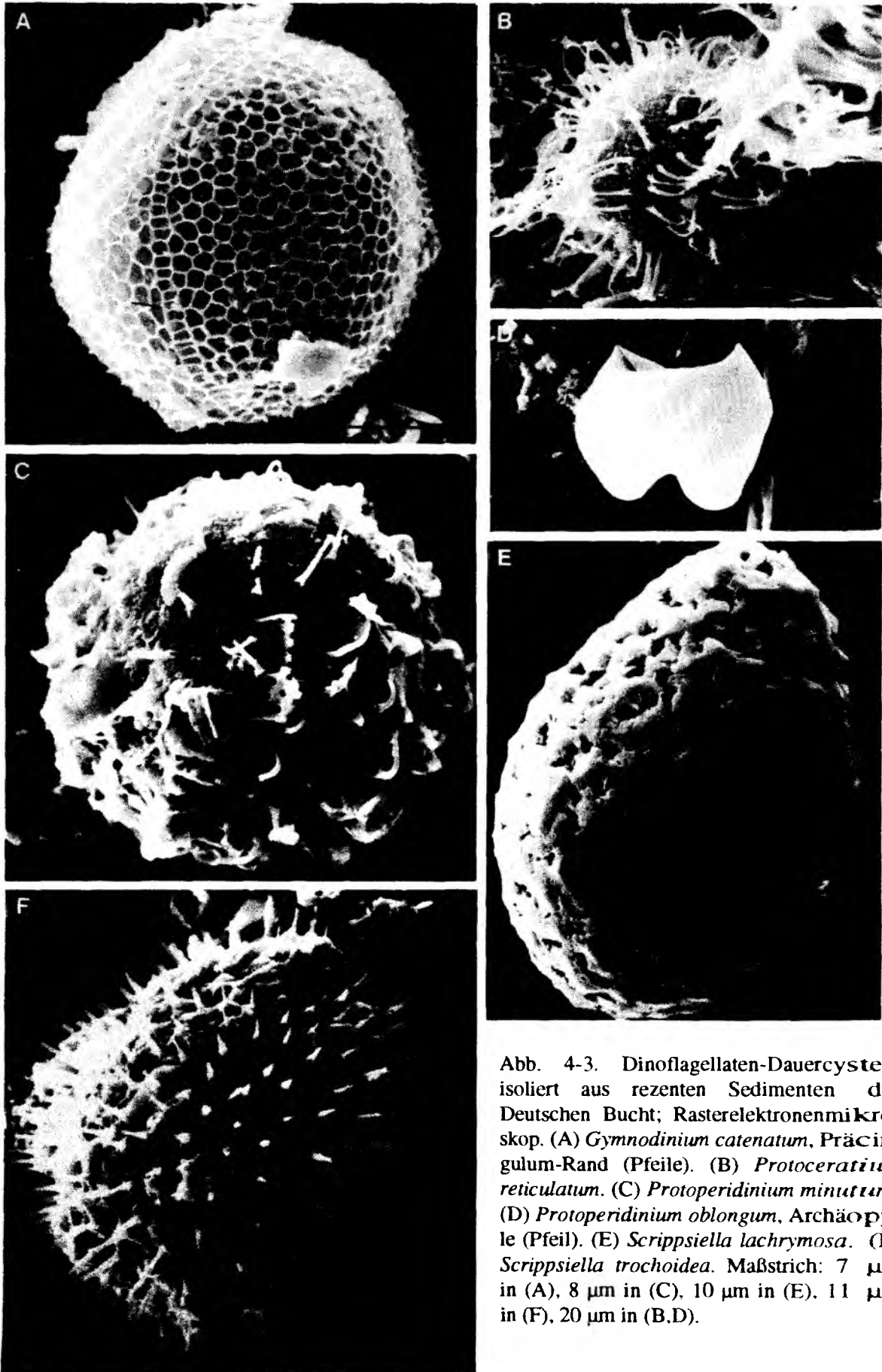


Abb. 4-3. Dinoflagellaten-Dauercysten, isoliert aus rezenten Sedimenten der Deutschen Bucht; Rasterelektronenmikroskop. (A) *Gymnodinium catenatum*, Präcingulum-Rand (Pfeile). (B) *Protoceratium reticulatum*. (C) *Protoperidinium minutum*. (D) *Protoperidinium oblongum*, Archäopyle (Pfeil). (E) *Scrippsiella lachrymosa*. (F) *Scrippsiella trochoidea*. Maßstrich: 7  $\mu\text{m}$  in (A), 8  $\mu\text{m}$  in (C), 10  $\mu\text{m}$  in (E), 11  $\mu\text{m}$  in (F), 20  $\mu\text{m}$  in (B,D).



Darüber hinaus wurden u.a. die als "Röhrenstatoplast" und als "Sternhaarstatoplast" bekannten, bisher aber keinem (Makrozoo)organismus zugerechneten Dauerstadien gefunden. Beide auch als Akritarch bezeichneten Formen werden oftmals in paläontologischen Arbeiten aufgeführt und deshalb auch in der vorliegenden Studie vermerkt. Sämtliche Individuen waren jedoch leer.

4.2 Allgemeine horizontale und vertikale Verbreitung

Tabelle 4-3 gibt einen Überblick der beprobten Sedimente mit ihrem jeweiligen Gehalt an organischer Substanz, aufgegliedert in die drei Bereiche der Deutschen Bucht (vgl. Kap. 4.1). Die Sedimente des küstenfernen Gebietes bestanden entweder aus schlickigem Sand oder sandigem Schlick. Im küstennahen Bereich wurden neben den beiden küstenfernen Sedimenttypen auch Sand und Schlick beprobt. Die Sedimente des Wattenmeeres bestanden aus Schlick oder sandigen Schlick.

Tab. 4-3. Sedimentcharakteristika der Stationen in der Deutschen Bucht, M: FS Meteor Oktober 1991, G: FS Gauss März 1992, H: FS Heincke April 1993, W: Juni 1991, November 1992 oder April 1993.

Deutsche Bucht								
küstenferner Bereich			küstennaher Bereich			Wattenmeer		
Station	Sediment		Station	Sediment		Station	Sediment	
	Typus	organischer Gehalt (%)		Typus	organischer Gehalt (%)		Typus	organischer Gehalt (%)
M644	schlickiger Sand	1,2	M668	sandiger Schlick	1,9	H38	Schlick	7,8
M645	sandiger Schlick	1,8	M671	schlickiger Sand	1,3	W1	Schlick	10,4
G4	sandiger Schlick	1,9	G9	Sand	0,7	W2	Schlick	12,3
G11	sandiger Schlick	2,1	G20	Sand	0,4	W3	sandiger Schlick	3,8
H24	schlickiger Sand	1,7	G35	sandiger Schlick	2,5	W4	sandiger Schlick	4,8
H26	sandiger Schlick	4,6	G36	Sand	0,6	W5	Schlick	7,3
H32	schlickiger Sand	1,7	GE4	Schlick	12,2	W6	sandiger Schlick	6,3
			H3	Schlick	6,3	W7	Schlick	11,5
			H5	sandiger Schlick	5,1			
			H14	schlickiger Sand	2,3			
			H18	Sand	0,4			
			H19	Sand	0,8			
			H22	Sand	0,8			
			H28	Sand	0,3			
			H30	sandiger Schlick	3,2			
			H31	schlickiger Sand	1,5			
			H33	Sand	0,7			

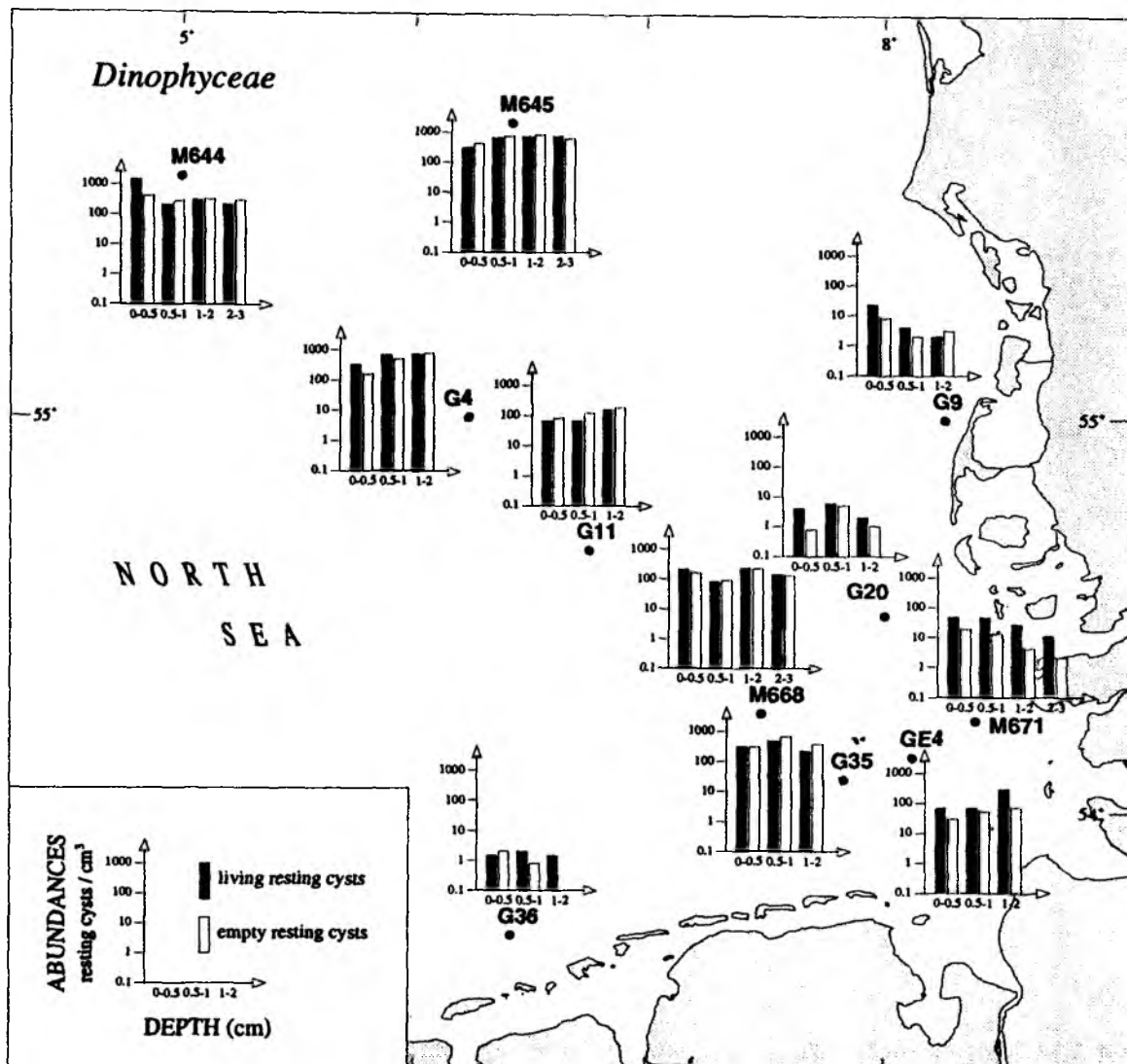


Abb. 4-4. Horizontale und vertikale Verbreitung von lebenden und leeren Dinoflagellaten-Dauercysten in den obersten Sedimentzentimetern in der Deutschen Bucht (M: FS Meteor, Oktober 1991; G: FS Gauss, März 1992).

An allen Stationen und in allen analysierten Sedimenthorizonten waren Dinoflagellaten-Dauercysten vorhanden. Ihre quantitative Verbreitung zeigte jedoch deutliche horizontale und vertikale Unterschiede, die z.T. mit unterschiedlicher Sedimentbeschaffenheit einhergingen.

Bei den beiden Studien im Oktober 1991 und März 1992 (Abb. 4-4) zeigt die horizontale Verteilung der Cysten in ihrer Gesamtheit eine generelle Zunahme ihrer Abundanz vom küstennahen Gebiet zur küstenfernen Region. Die Besiedlung des nordfriesischen Wattenmeeres mit Dauercysten ist im randständigen Bereich als relativ gering zu bezeichnen, zeigt aber mit zunehmender Wassertiefe der großen Gezeitenrinne Süderpiep eine starke Zunahme an lebenden und an leeren Cysten (Abb. 4-5). Diese Anreicherung von Cysten im tieferen

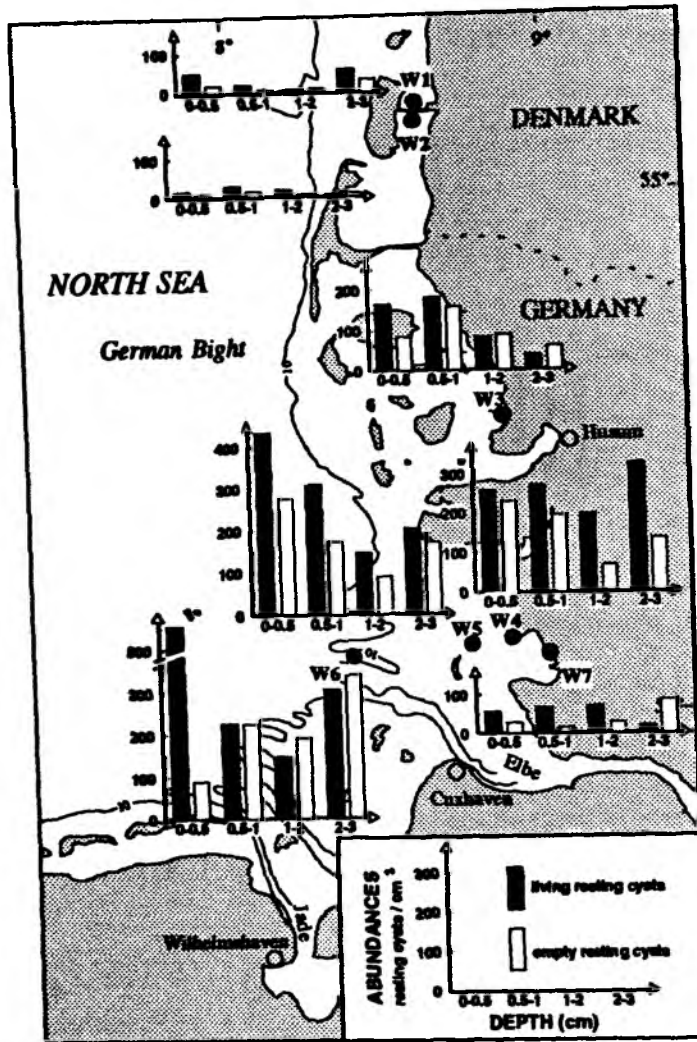


Abb. 4-5. Horizontale und vertikale Verbreitung von lebenden und leeren Dinoflagellaten-Dauercysten in den obersten Sedimentzentimetern im nordfriesischen Wattenmeer (W1, W2: 21.4.1993; W3, W7: 19.6.91; W4, W5, W6: 17.11.92).

Bereich des Wattenmeeres wurde auch bei der Untersuchung im April 1993 deutlich (Abb. 4-6). Zusätzlich waren hier relativ hohe Cystenabundanzen im Bereich um Helgoland auffällig, generell wurde jedoch die hohe Besiedlungsdichte, die am äußersten Rand der Deutschen Bucht im Oktober 1991 auftrat, nicht erreicht.

Unterschiede in Cystenabundanzen lassen sich auch beim Vergleich der verschiedenen Sedimenttypen erkennen. In Tabelle 4-4 ist die Gesamtabundanz lebender und leerer Dauercysten in den obersten 2 cm Sediment der jeweils untersuchten Sedimenttypen in den verschiedenen Bereichen der Deutschen Bucht miteinander verglichen.

Die auf der Basis des Gesamtdatensatzes berechneten Mittelwerte zeigen, daß sandige Stationen die geringste Cystenbesiedlung zeigen. Je höher der Gehalt an Siltpartikeln ist,

desto mehr Cysten treten auf. Bei reinen Schlicksedimenten ist jedoch aufgrund der erhöhten Akkumulation von kleinen Partikel ein Verdünnungseffekt und damit eine leichte Abnahme der Cystenabundanz zu beobachten.

Tab. 4-4. Variationsbreite und Mittelwert der Gesamtabundanz lebender (◆) und leerer (◇) Dinoflagellaten-Dauercysten in den obersten 2 cm rezenter Sedimente in der Deutschen Bucht, aufgegliedert nach Sedimenttyp und Lage (Angaben in  $\text{cm}^{-3}$ ; n.D. = keine Untersuchung durchgeführt).

Deutsche Bucht												
	Küstenferner Bereich				Küstennaher Bereich				Wattenmeer			
	◆		◇		◆		◇		◆		◇	
Sediment	von-bis	ø	von-bis	ø	von-bis	ø	von-bis	ø	von-bis	ø	von-bis	ø
Schlick	n.D.		n.D.		97,0 - 140,5	118,8	50,0 - 64,0	57,0	21,7 - 293,2	102,2	12,2 - 180,2	58,1
sandiger Schlick	33,6 - 606,6	330,0	65,0 - 661,3	334,5	101,9 - 341,9	241,4	128,0 - 441,9	286,9	141,3 - 410,6	256,8	110,2 - 254,9	174,6
schlickiger Sand	91,7 - 682,0	300,6	146,3 - 347,9	225,2	41,0 - 153,2	92,0	11,5 - 231,7	107,9	n.D.		n.D.	
Sand	n.D.		n.D.		1,8 - 66,4	16,4	1,1 - 105,5	27,5	n.D.		n.D.	

Tab. 4-5. Variationsbreite und Mittelwert der Gesamtabundanz lebender (◆) und leerer (◇) Dinoflagellaten-Dauercysten in den obersten 3 cm rezenter Sedimente in der Deutschen Bucht, aufgegliedert nach Sedimenttyp und -horizont (Angaben in  $\text{cm}^{-3}$ ).

Deutsche Bucht																
	Horizont															
	0-0,5 cm				0,5-1 cm				1-2 cm				2-3 cm			
	◆		◇		◆		◇		◆		◇		◆		◇	
Sediment	von-bis	ø	von-bis	ø	von-bis	ø	von-bis	ø	von-bis	ø	von-bis	ø	von-bis	ø	von-bis	ø
Schlick	17,0 - 435,1	150,4	22,6 - 361,6	116,1	22,6 - 308,9	108,0	17,0 - 173,3	67,1	12,9 - 286,3	119,0	12,2 - 180,2	58,1	5,7 - 203,4	73,7	11,3 - 265,6	106,2
sandiger Schlick	48,0 - 858,9	268,7	82,9 - 416,3	190,2	39,5 - 715,7	308,2	62,2 - 734,6	325,9	18,8 - 760,9	263,2	18,8 - 832,5	282,7	13,2 - 776,0	242,6	5,7 - 610,3	209,4
schlickiger Sand	43,7 - 1518,1	340,5	18,1 - 421,9	183,8	46,1 - 222,3	128,6	93,2 - 278,8	175,0	27,3 - 305,1	118,7	3,8 - 342,8	154,3	11,3 - 214,7	93,7	1,9 - 297,6	151,0
Sand	1,5 - 165,8	38,2	0,8 - 256,2	64,5	1,9 - 30,1	9,1	0,8 - 56,5	14,6	0,8 - 3,4	1,8	0,0 - 10,7	3,2	0,0 - 1,1	0,8	0,0 - 2,3	1,3

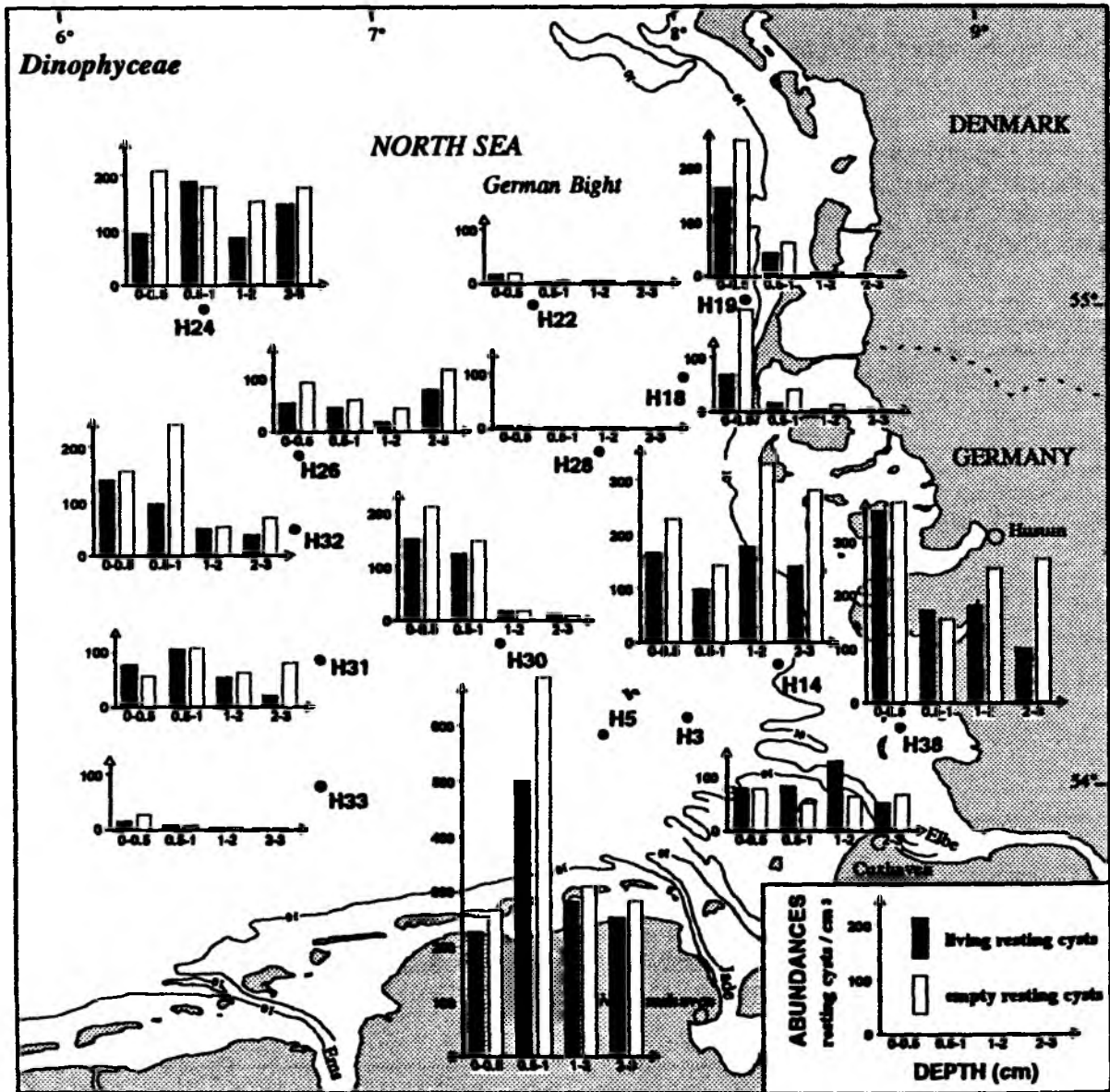


Abb. 4-6. Horizontale und vertikale Verbreitung von lebenden und leeren Dinoflagellaten-Dauercysten in den obersten Sedimentzentimetern in der Deutschen Bucht (H: FS Heincke, April 1993).

Anhand der Variationsbreite läßt sich erkennen, daß trotz des gleichen Sedimenttyps und des gleichen Untersuchungsgebietes die Abundanz lebender und auch leerer Cysten um mehrere 100 % schwanken kann. Das weist daraufhin, daß für die quantitative Verbreitung nicht allein die spezifischen Sedimentationsverhältnisse ausschlaggebend sind.

Beim Vergleich des Verhältnisses von lebenden zu leeren Cysten in ihrer Gesamtheit scheinen die leeren Cysten anzahlmäßig in den obersten 2 cm leicht zu dominieren.

Ein Vergleich der drei saisonalen Cystenaufnahmen im Oktober 1991, März 1992 und April

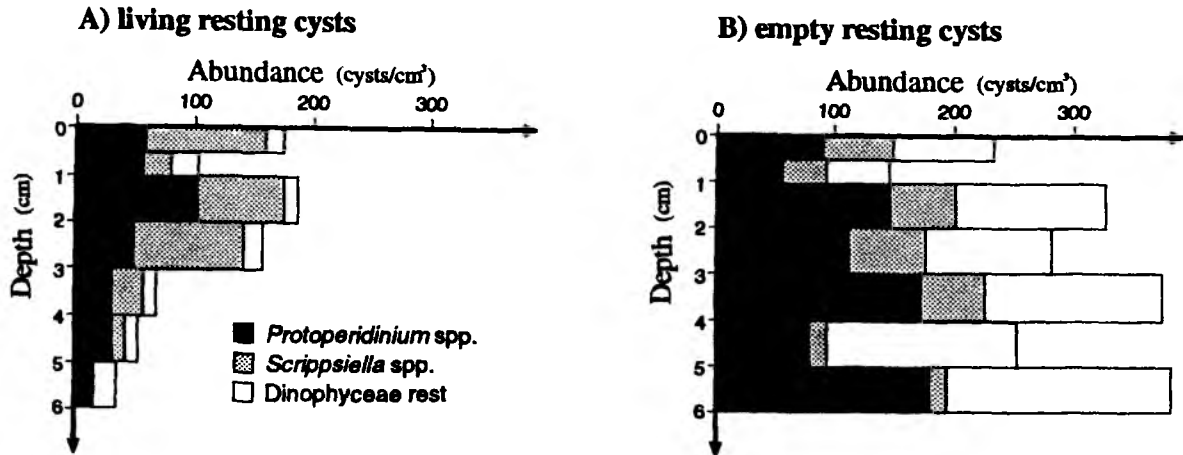


Abb. 4-7. Vertikale Verteilung von lebenden und leeren Dinoflagellaten-Dauercysten an Station H14, April 1993.

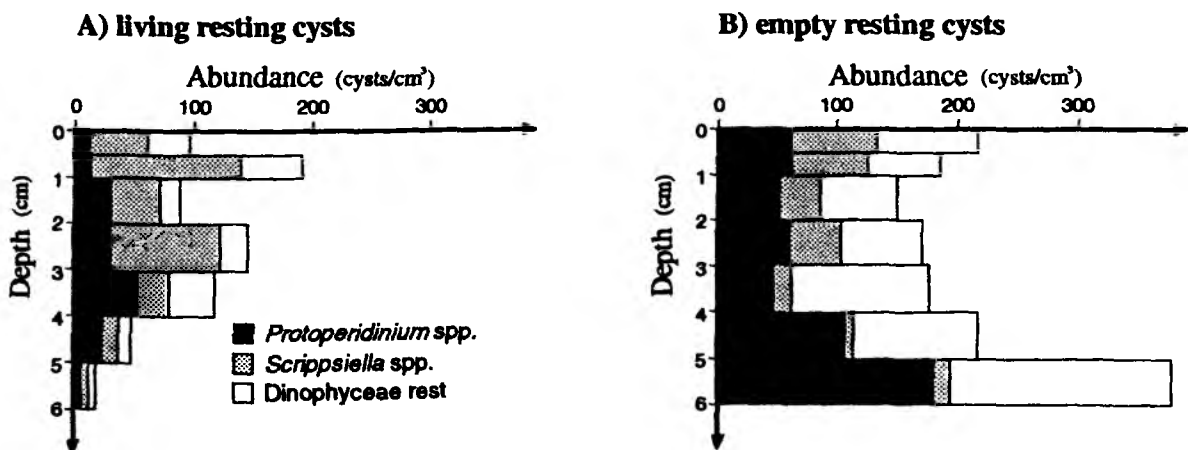


Abb. 4-8. Vertikale Verteilung von lebenden und leeren Dinoflagellaten-Dauercysten an Station H24, April 1993.

1993 zeigt, daß vor allem im Herbst im obersten halben Sedimentzentimeter das Verhältnis lebender zu leeren Cysten stets  $>1$  ist (Abb. 4-4). Eine ähnliche Tendenz findet sich auch auf den meisten Stationen im März (Abb. 4-4). Im April hingegen liegt das Verhältnis meistens bei  $<1$  (Abb. 4-6). Hierdurch wird deutlich, daß ereignisorientierte Aspekte im Jahresverlauf eine wichtige Rolle bei der Interpretation von Cystenabundanz spielen. Gegen Ende der Vegetationsperiode ist in den oberflächennahen Sedimenten mit einem Abundanzschub durch frisch in der Wassersäule gebildete und sedimentierende Cysten zu rechnen. Während des Frühjahrs/Frühsummers ist jedoch eine keimungsbedingte Abnahme von lebenden Cysten im Sediment wahrscheinlich. Diese in der Cystengesamt-abundanz hervortretenden Unterschiede sind hauptsächlich auf einige wenige Cystenarten zurückzuführen, wie in Kapitel 4.3

ausgeführt wird.

Bei einer feinskaligen Auflösung der obersten 3 Sedimentzentimeter kann man erkennen, daß die Verteilung lebender bzw. leerer Cysten in den einzelnen Tiefenhorizonten der Sedimente besondere Merkmale aufweist (Tab. 4-5; Abb. 4-4, 4-5 & 4-6). In schlickigem Sediment finden sich bis in eine Tiefe von 2 cm relativ mehr lebende als leere Cysten. Bei den anderen drei Sedimenttypen ist zwar eine derartige Zonierung nicht deutlich erkennbar, der oberste halbe Sedimentzentimeter scheint jedoch mit lebenden Cysten etwas stärker besiedelt zu sein.

Eine quantitative Cystenanalyse bis in 6 cm Tiefe an einer küstennahen und einer küstenfernen Station belegt jedoch durchgehend, daß unterhalb von 3 cm Tiefe der Anteil an lebenden Cysten rapide abnimmt, während leere Cysten eine mehr oder minder stetige Zunahme ihrer Abundanz mit der Tiefe verzeichnen (Abb. 4-7 & 4-8). Eine Ausnahme bilden in diesem Fall jedoch die Vertreter aus der Gattung *Scrippsiella*, wie in Kap. 4.3 ausgeführt wird.

#### 4.3 Horizontale und vertikale Verbreitung auf Artniveau

Die häufigsten Dauercysten in Reihenfolge ihrer Lebendabundanz waren *Scrippsiella trochoidea*, *Zygabikodinium lenticulatum*, *Protoceratium reticulatum*, *Peridinium dalei*, *Scrippsiella lachrymosa*, *Protoperidinium denticulatum*, *P. conicum* und *P. punctulatum*. Cysten der potentiell toxischen Arten *Alexandrium* cf. *excavatum* und *A.* cf. *tamarense* waren selten und hauptsächlich nur im küstenfernen Bereich vorhanden (vgl. Kap. 4.1).

Vor allem die Vertreter aus der *Scrippsiella* Gruppe und *Gymnodinium catenatum* waren regelmäßig bis häufig zu finden, was zumindest vermuten läßt, daß diese Arten in der Wassersäule des Untersuchungsgebiets bislang übersehen wurden (vgl. Kap. 4.1). Dieses ist im Hinblick auf die giftige Art *G. catenatum* von besonderer Relevanz, gilt doch diese Form als äußerst problematisch für die Muschelfischerei (eine ausführliche Diskussion über das Auftreten von *G. catenatum* in Nordeuropa ist in Kap. 9.3 zu finden).

Im nachfolgenden wird die Verbreitung mehrerer Arten detailliert vorgetellt, die unter den Gesichtspunkten der Dominanz, der Toxizität oder der Tatsache, daß ihre vegetative Zellen für das Untersuchungsgebiet unbekannt sind, ausgesucht wurden. Im einzelnen handelt es sich hierbei um die abundanten Arten *Scrippsiella trochoidea*, *Zygabikodinium lenticulatum*

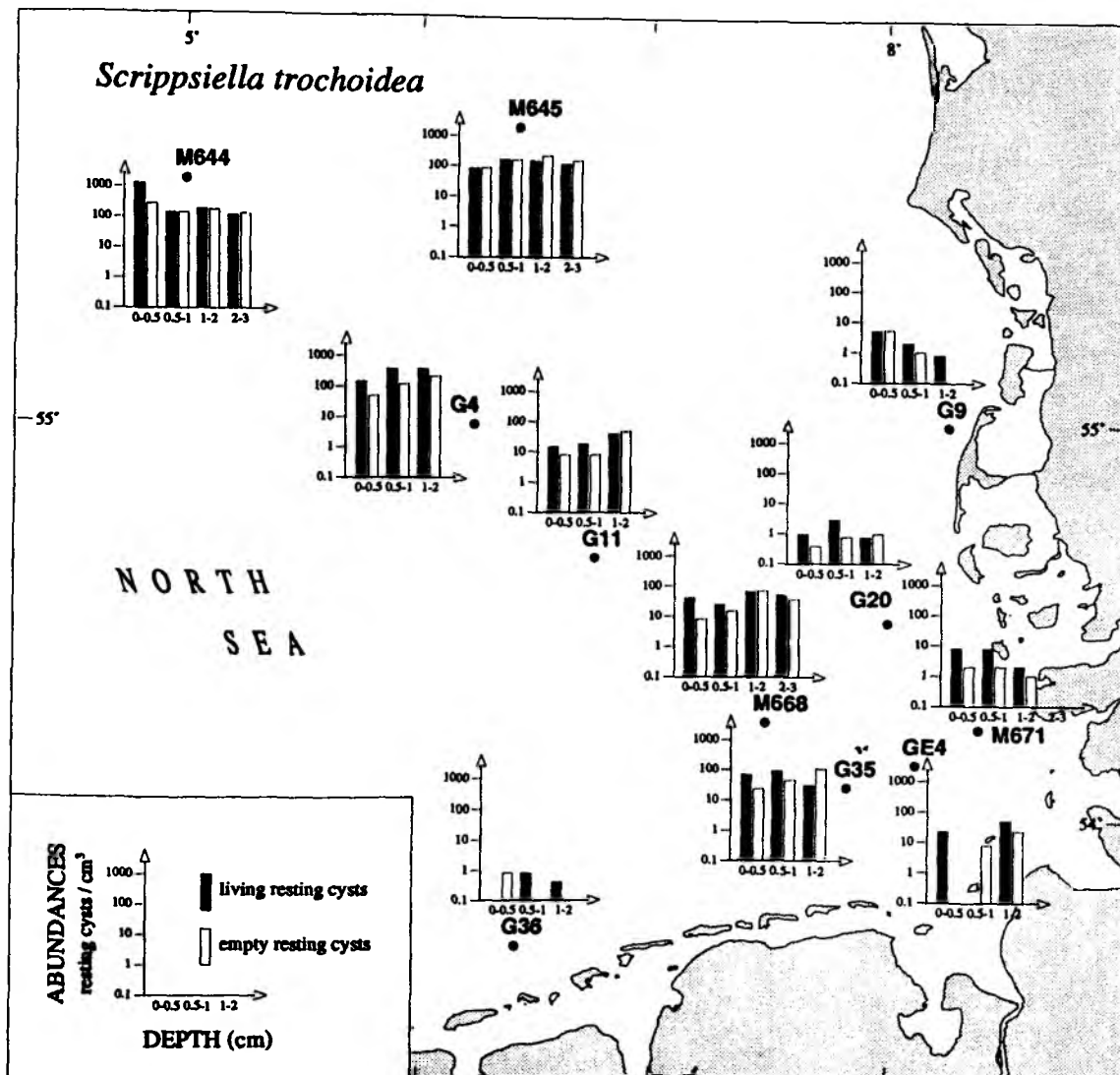


Abb. 4-9. Horizontale und vertikale Verbreitung von lebenden und leeren *Scrippsiella trochoidea*-Dauercysten in den obersten Sedimentzentimetern in der Deutschen Bucht (M: FS Meteor, Oktober 1991; G: FS Gauss, März 1992).

und *Protoceratium reticulatum*, der potentiell toxischen Art *Alexandrium cf. excavatum* sowie die fremden Arten *Gymnodinium catenatum*, *S. lachrymosa* und *S. trifida*.

***Scrippsiella trochoidea*** (Abb. 4-9): Auf allen Stationen in der Deutschen Bucht dominiert *S. trochoidea* zu allen Untersuchungsterminen die Cystengemeinschaft. Der küstenferne Bereich zeigte eine etwas höhere Besiedlung. Obgleich sandige Stationen insgesamt nur äußerst gering besiedelt und viele Arten hier nur sporadisch vertreten waren, sind in fast allen Sedimenthorizonten lebende und leere Cysten von *S. trochoidea* zu finden. Die meisten lebenden und leeren Cysten dieser Art finden sich zwischen 0,5-2 cm Sedimenttiefe. Eine Ausnahme bildet die küstenferne Station M644, wo im obersten halben Sedimentzentimeter



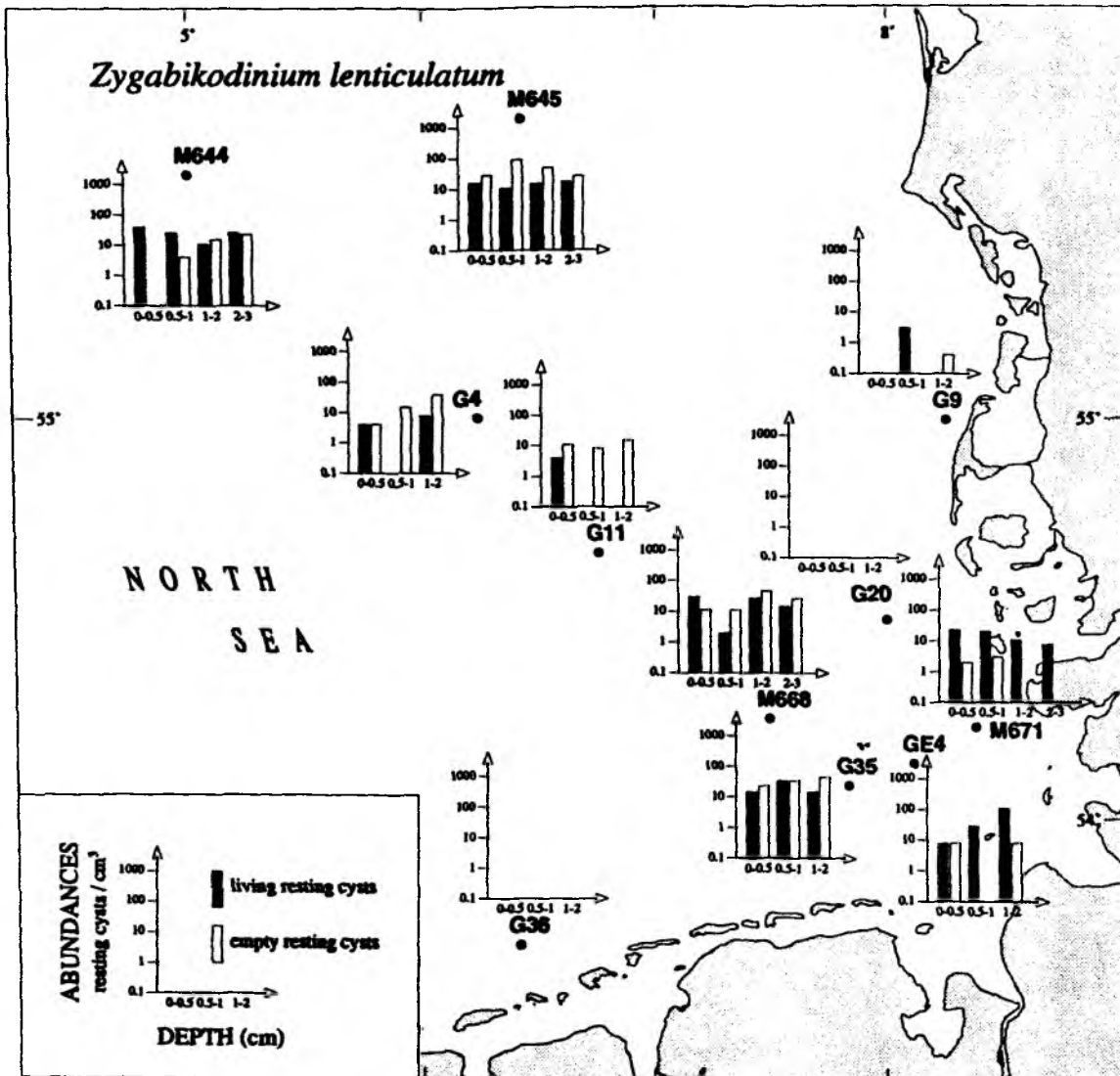


Abb. 4-10. Horizontale und vertikale Verbreitung von lebenden und leeren *Zygabikodinium lenticulatum*-Dauercysten in den obersten Sedimentzentimetern in der Deutschen Bucht (M: FS Meteor, Oktober 1991; G: FS Gauss, März 1992).

mit 1303 lebenden Cysten cm<sup>-3</sup> maximale Abundanzen festgestellt wurden. Dieser Fund stellt mit Abstand die höchste Cystenkonzentration einer einzelnen Art im Untersuchungsgebiet dar. Möglicherweise ist dieses Massenvorkommen als Resultat einer rezenten Blüte von *S. trochoidea* mit anschließender massiver Sedimentation von Cysten zu werten. Der Anteil lebender *S. trochoidea*-Cysten stellte an der genannten Station mehr als 80% der Gesamtcystenanzahl in den obersten 2 Sedimentzentimetern. Insgesamt betrachtet war jedoch das Verhältnis lebender zu leeren Cysten bei *Scrippsiella fast* in allen Sedimenthorizonten >1. Im Gegensatz zu anderen häufigen Arten zeigen die Vertreter aus der Gattung *Scrippsiella* bei den lebenden und auch bei den leeren Cysten eine starke Abnahme ihrer Abundanzen mit zunehmender Tiefe (Abb. 4-7 & 4-8). Obgleich *S. trochoidea* die dominierende

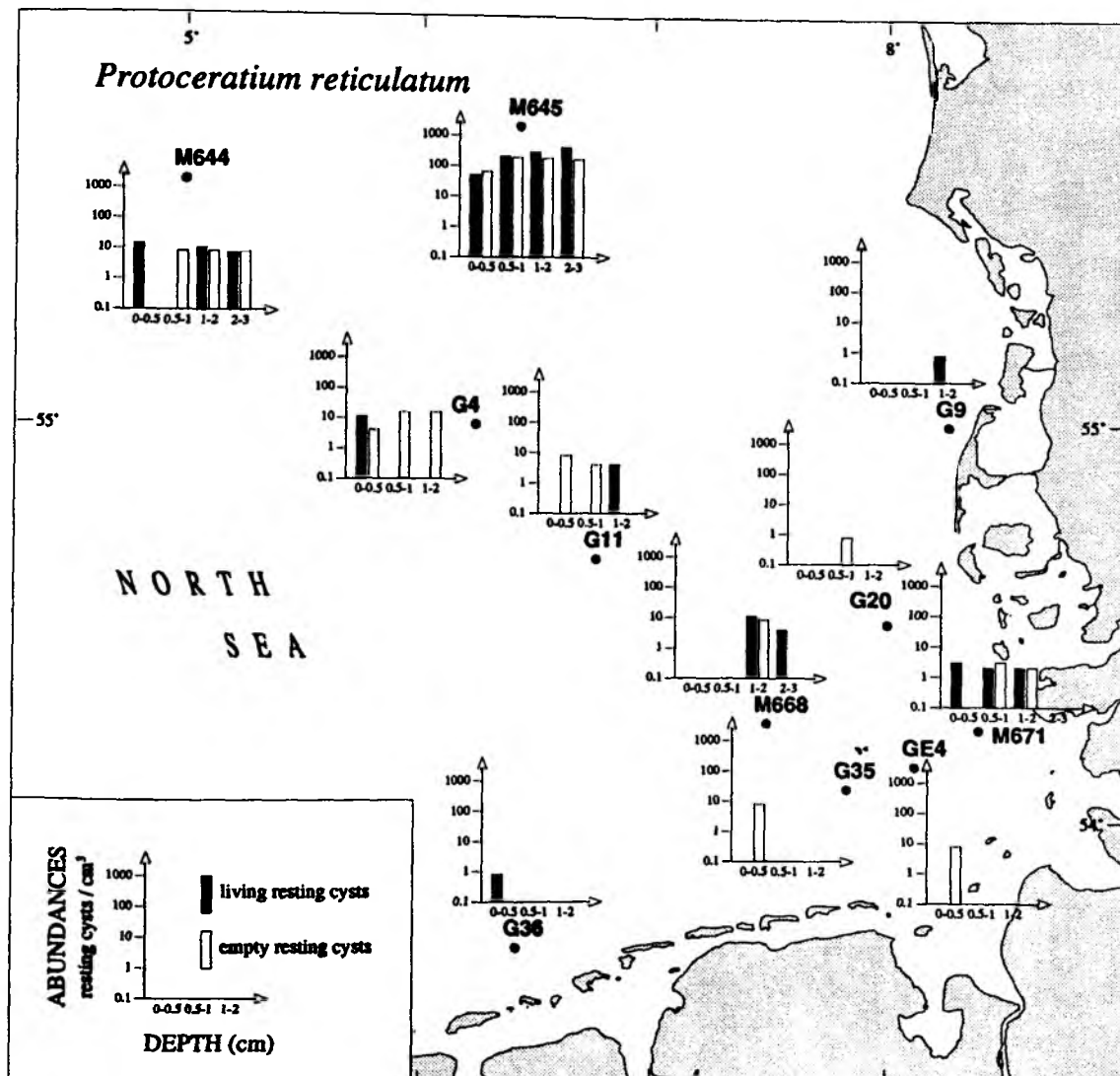


Abb. 4-11. Horizontale und vertikale Verbreitung von lebenden und leeren *Protoceratium reticulatum*-Dauercysten in den obersten Sedimentzentimetern in der Deutschen Bucht (M: FS Meteor, Oktober 1991; G: FS Gauss, März 1992).

Cystenform der oberflächennahen Sedimente in der Deutschen Bucht ist, wird ihre aus Kalzit bestehende Cyste über längere Zeit vermutlich nicht konserviert. Ob hier hauptsächlich mechanische Kräfte oder chemische Milieubedingungen in tieferen Sedimentschichten (u.a. pH-Wert, Sauerstoffmangel) eine Rolle spielen, ist im Moment nicht abzuschätzen. Ein ähnliches Phänomen hat Lewis (1988) für *S. lachrymosa* beobachtet. Die Autorin hält hierfür die größere Zerbrechlichkeit von Kalzitcysten im Gegensatz zu Sporopollenincysten für verantwortlich.

***Zygabikodinium lenticulatum*** (Abb. 4-10): Eine zu der vorherigen Art sehr unterschiedliche Cystenverbreitung zeigt *Z. lenticulatum*. Diese Art kam hauptsächlich am äußeren Rand des

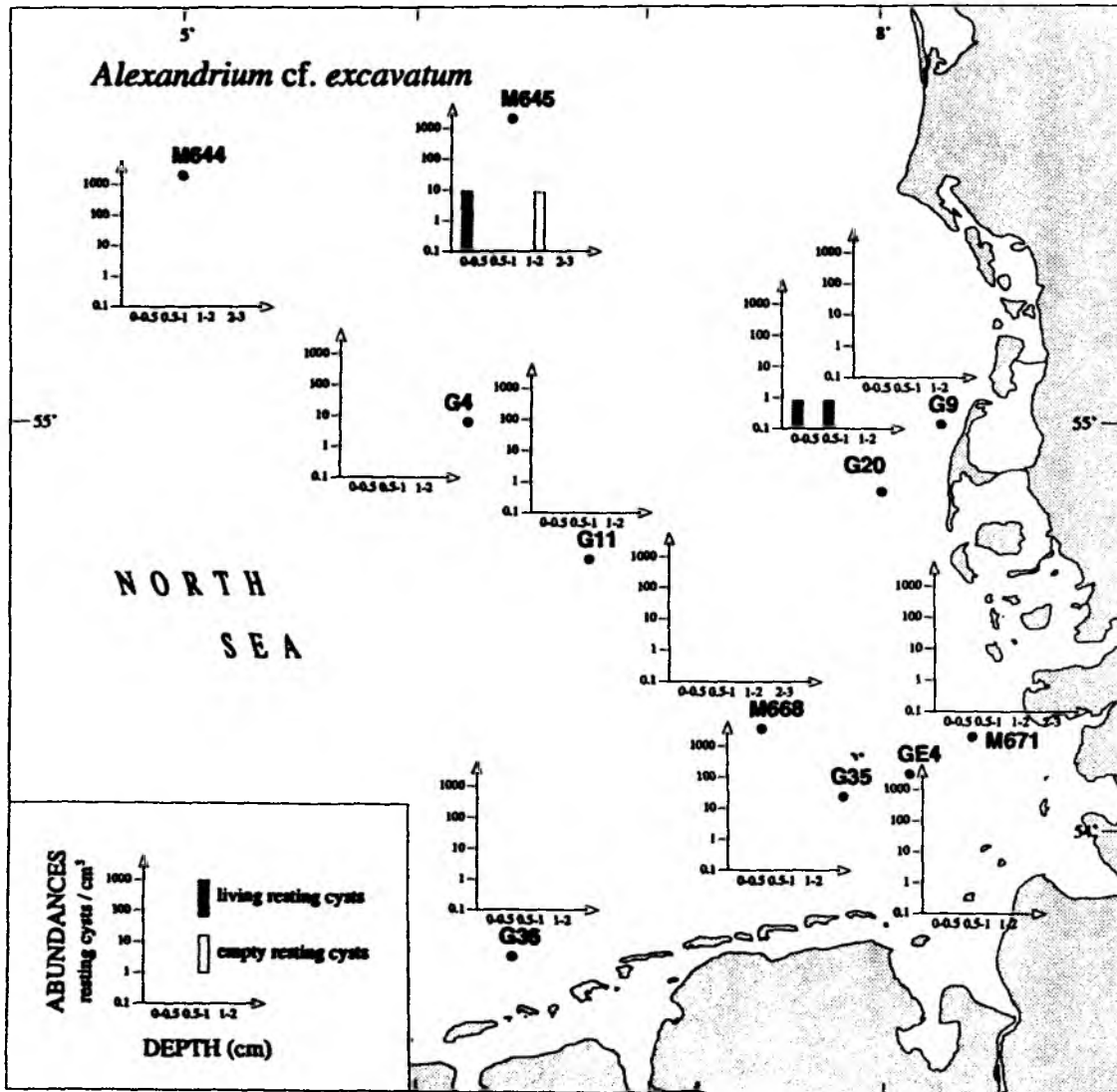


Abb. 4-12. Horizontale und vertikale Verbreitung von lebenden und leeren *Alexandrium cf. excavatum*-Dauercysten in den obersten Sedimentzentimetern in der Deutschen Bucht (M: FS Meteor, Oktober 1991; G: FS Gauss, März 1992).

küstenfernen Bereiches der Deutschen Bucht und im küstennahen Gebiet um Helgoland vor. Der Zwischen-Bereich ist nur gering besiedelt. Dieses trifft auch für die küstennahen, sandigen Stationen der Deutschen Bucht zu. Hinsichtlich der Verteilung lebender und leerer Cysten in den einzelnen Sedimenthorizonten ist kein systematisches Bild erkennbar. Das Verhältnis an den einzelnen Stationen schwankte von  $>1$  bis  $<1$ . Betrachtet man hingegen jede Station für sich, ist das Verhältnis in den unterschiedlichen Tiefenhorizonten immer ähnlich.

*Protoceratium reticulatum* (Abb. 4-11): Einen weiteren Verbreitungstyp zeigten die Dauercysten von *P. reticulatum*. Wie in Abb. 4-11 zu erkennen ist und durch die Aufnahme

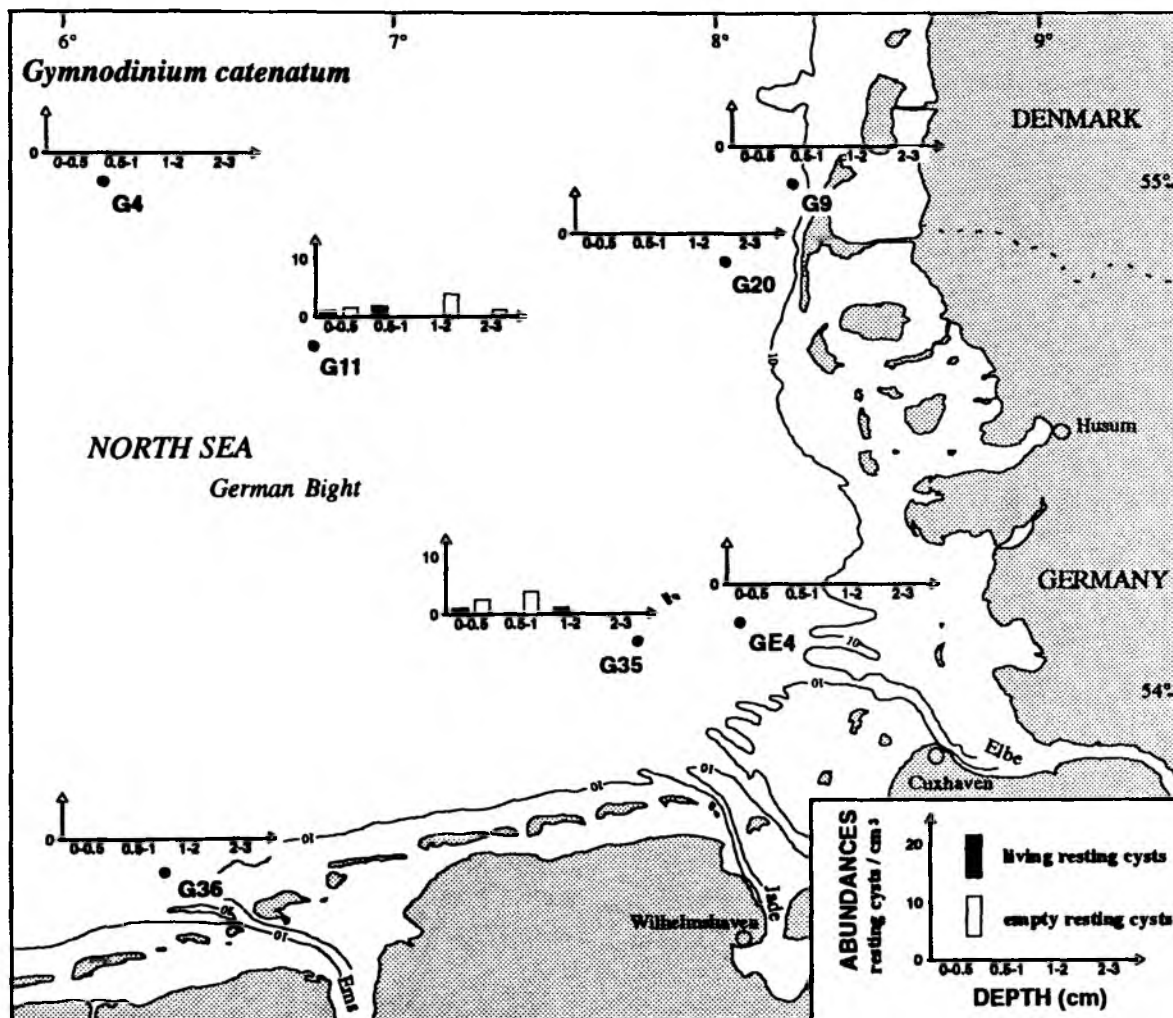


Abb. 4-13. Horizontale und vertikale Verbreitung von lebenden und leeren *Gymnodinium catenatum*-Dauercysten in den obersten Sedimentzentimetern in der Deutschen Bucht (G: FS Gauss, März 1992).

vom April 1993 und die Untersuchungen in den Wattenmeersedimenten bestätigt wird, wurden in den küstennahen Regionen der Deutschen Bucht an vielen Stationen überhaupt keine lebenden Cysten gefunden. *P. reticulatum* findet sich als lebende Cyste hauptsächlich im küstenfernen Gebiet. Dort konnte sie jedoch nicht in allen Sedimenthorizonten nachgewiesen werden. Das Hauptverbreitungsgebiet dieser Art als vegetative Zelle dürfte eher in der zentralen Nordsee liegen.

***Alexandrium cf. excavatum*** (Abb. 4-12): Wie schon in Kapitel 4.1 erwähnt, sind Dauercysten aus der potentiell toxischen Gattung *Alexandrium* in der Deutschen Bucht nur äußerst

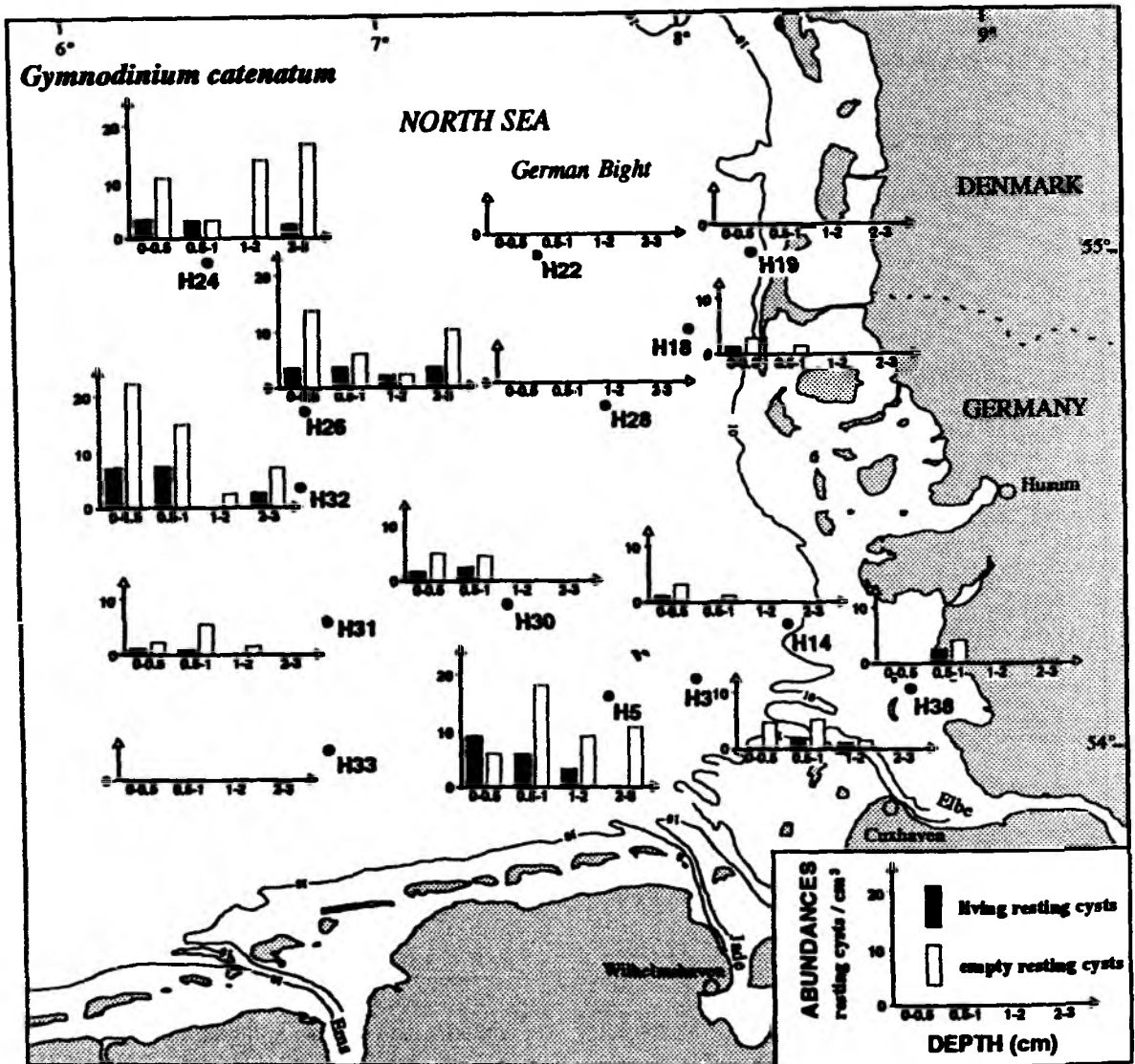


Abb. 4-14. Horizontale und vertikale Verbreitung von lebenden und leeren *Gymnodinium catenatum*-Dauercysten in den obersten Sedimentzentimetern in der Deutschen Bucht (H: FS Heincke, April 1993).

selten nachzuweisen. Dies entspricht auch ihren sporadischen Funden als vegetative Form in der Wassersäule (Elbrächter pers. Mitt., Hesse et al. 1989). Insgesamt sind 6 cystenbildende *Alexandrium*-Arten für das Untersuchungsgebiet beschrieben (Tab. 4-1). Es konnten aber nur die Cysten von *A. cf. excavatum*, *A. pseudogonyaulax* und *A. cf. tamarense* nachgewiesen werden, wobei die erstgenannte Form noch am "häufigsten" zu finden war, vor allem im küstenfernen Bereich der Deutschen Bucht.

*Gymnodinium catenatum* (Abb. 4-13 & 4-14): Überraschenderweise wurden während des Untersuchungszeitraumes lebende und leere Cysten der potentiell toxischen, aber für

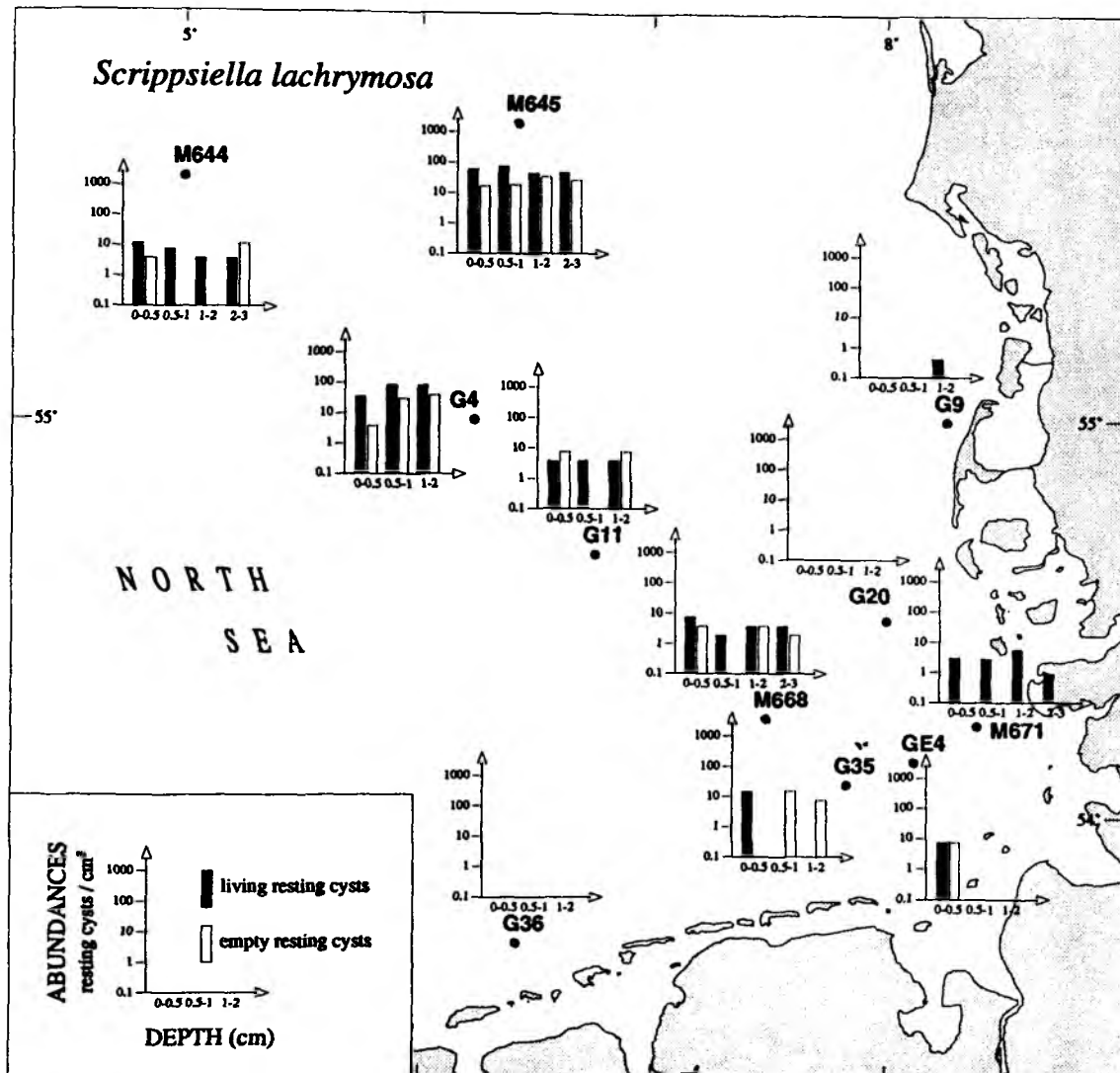


Abb. 4-15. Horizontale und vertikale Verbreitung von lebenden und leeren *Scrippsiella lachrymosa*-Dauercysten in den obersten Sedimentzentimetern in der Deutschen Bucht (M: FS Meteor, Oktober 1991; G: FS Gauss, März 1992).

Nordeuropa unbekannten Art *G. catenatum* in der Deutschen Bucht beobachtet. Erstmals waren die Cysten dieser Art im März 1992 an zwei Stationen im küstennahen bzw. küstenfernen Bereiches der Deutschen Bucht in mehreren Sedimenthorizonten gefunden worden (Abb. 4-14). Im April 1993 besiedelte *G. catenatum* fast den gesamten sublitoralen Bereich der Deutschen Bucht. Ein Vergleich der Fahrten läßt erkennen, daß *G. catenatum* in 1993 mit bis zu 9 lebenden und 23 leeren Zellen  $\text{cm}^{-3}$  deutlich höhere Abundanzen zeigte, als im Jahr zuvor. Auch konnten die Cysten auf sandigen Grund nachgewiesen werden. Aufgrund der besonderen Relevanz dieser Funde wurden alle Sedimentproben vom Oktober 1991 und März 1992 noch einmal auf das Vorhandensein von *G. catenatum*-Cysten hin untersucht. Es konnten jedoch an keiner weiteren Station Dauercysten von *G. catenatum*

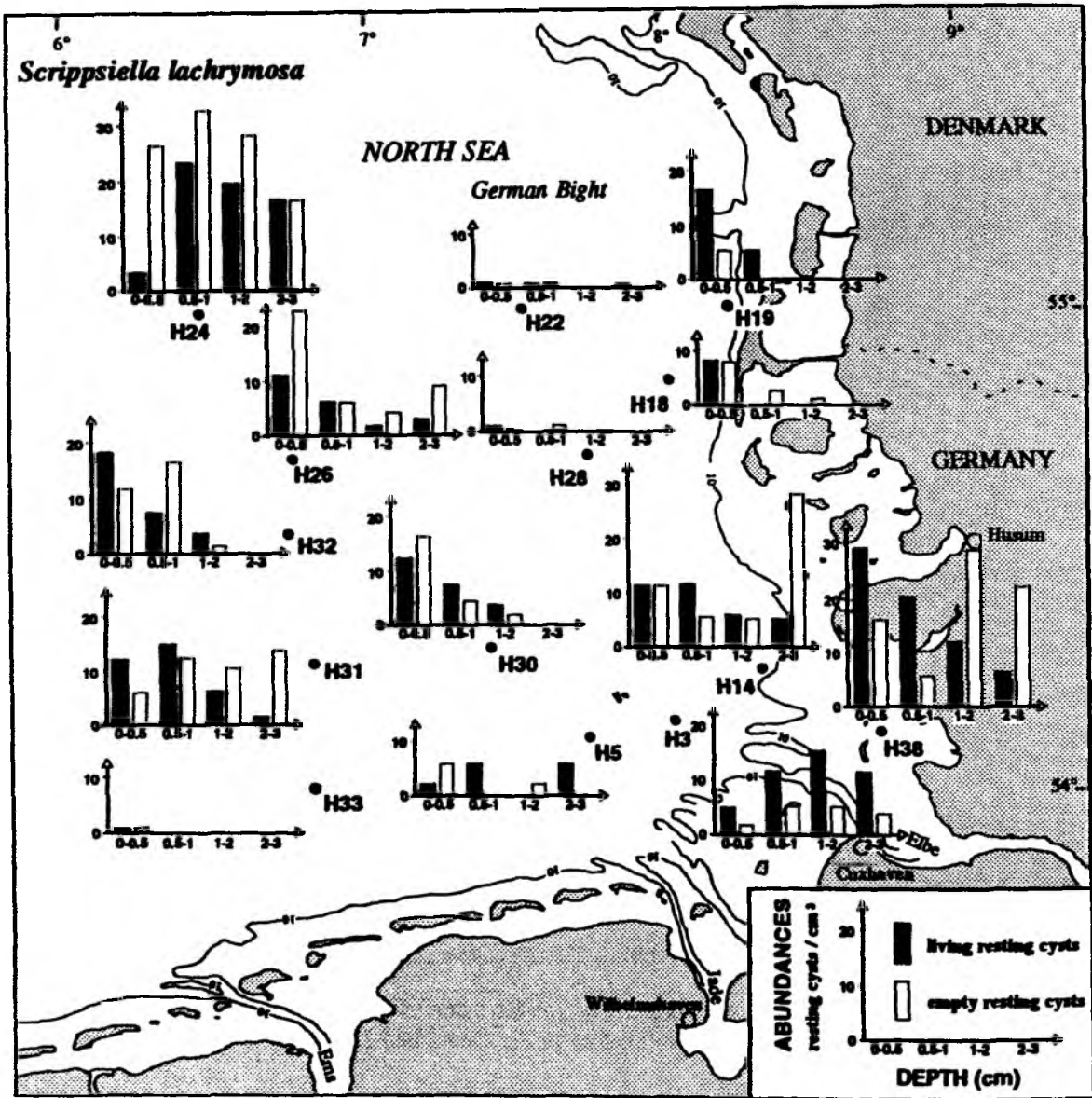


Abb. 4-16. Horizontale und vertikale Verbreitung von lebenden und leeren *Scrippsiella lachrymosa*-Dauercysten in den obersten Sedimentzentimetern in der Deutschen Bucht (H: FS Heincke, April 1993).

entdeckt werden. Aus der Literatur ist bekannt, daß die Art vor allem küstennah lebt (vgl. Kap. 9.3). Da während der ersten Untersuchung im Oktober 1991 nur zwei küstennahe Stationen beprobt wurden, ist nicht auszuschließen, daß *G. catenatum*-Cysten schon zu diesem Zeitpunkt in geringen Abundanzen in der Deutschen Bucht auftraten.

***Scrippsiella lachrymosa*** (Abb. 4-15 & 4-16): Die als Motilform in der Deutschen Bucht völlig unbekannte Art ist als Cyste in diesem Gebiet regelmäßig zu finden. Sowohl im



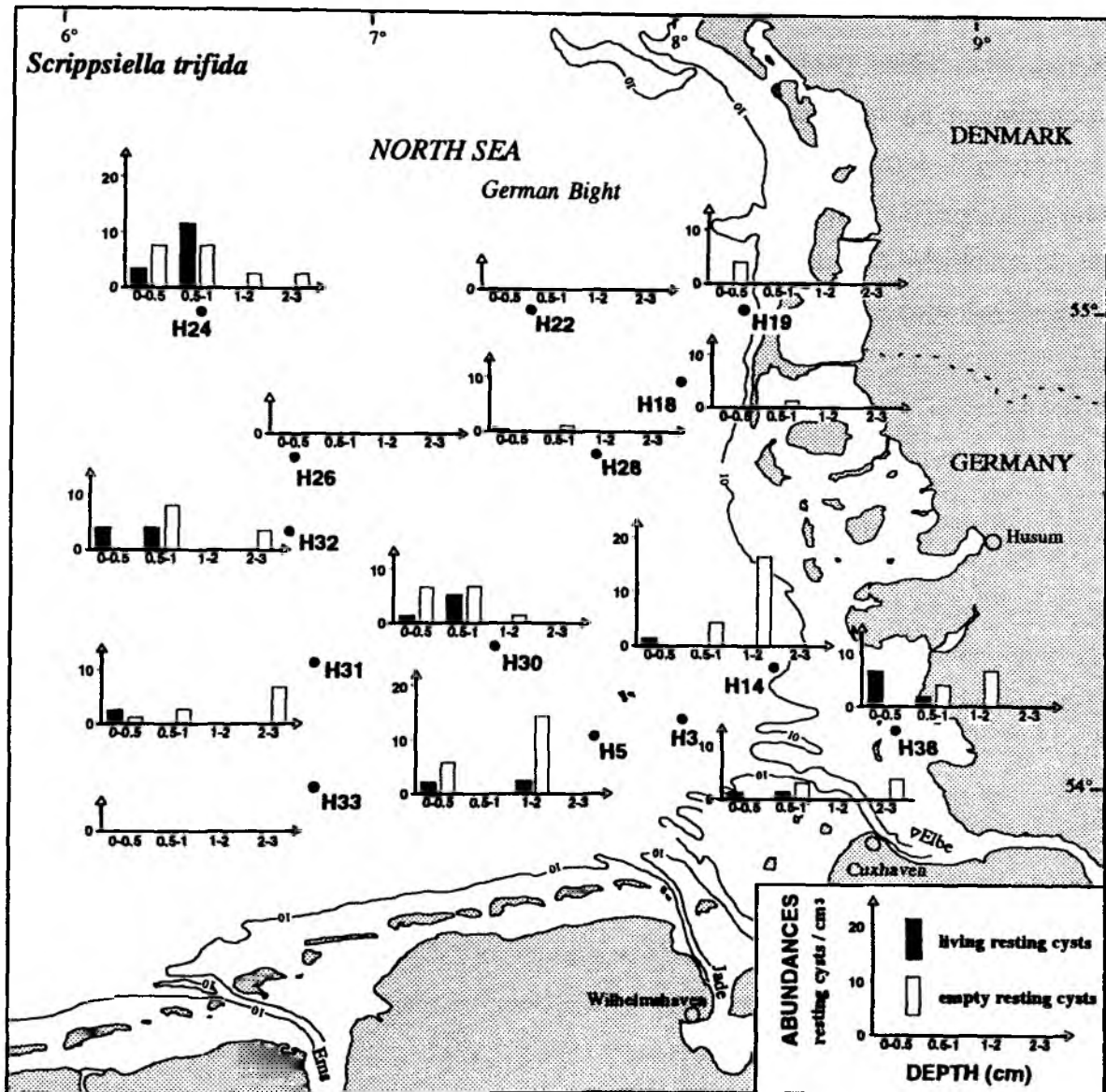


Abb. 4-17. Horizontale und vertikale Verbreitung von lebenden und leeren *Scrippsiella trifida*-Dauercysten in den obersten Sedimentzentimetern in der Deutschen Bucht (H: FS Heincke, April 1993).

Oktober 1991/März 1992 (Abb. 4-15) als auch im April 1993 (Abb. 4-16) konnten auf fast allen Stationen, auch bei sandigem Typ, in fast allen Sedimenthorizonten lebende und leere *S. lachrymosa*-Cysten nachgewiesen werden. Die Art scheint im küstenfernen Gebiet etwas häufiger vorhanden zu sein, zeigt aber auch im Wattenmeer teilweise recht hohe Cystenabundanz. Neben den *S. trochoidea*-Cysten ist *S. lachrymosa* die zweithäufigste Vertreterin dieser Gattung im Untersuchungsgebiet. Hinsichtlich der Relation lebender zu leeren Cysten in den einzelnen Sedimenthorizonten ist kein klares Bild erkennbar, daß Verhältnis kann sowohl  $>1$  als auch  $<1$  sein. Betrachtet man hingegen jede Station für sich, ist das Verhältnis



in den unterschiedlichen Tiefenhorizonten immer ähnlich.

***Scrippsiella trifida*** (Abb. 4-17): Neben *S. lachrymos* und *S. crystallina* (Dauercysten nachgewiesen im Sylt/Rømø Becken von M. Elbrächter, pers. Mitt.) ist *S. trifida* eine weitere Vertreterin dieser Gattung, die als Motilform in der Nordsee bisher noch nicht beobachtet wurde. Insgesamt zeigte diese Art jedoch nur geringe Abundanzen und trat an vielen Stationen überhaupt nicht auf. Deshalb kann ihr Hauptverbreitungsgebiet z.Z. nicht eindeutig eingegrenzt werden.



## 5. DINOFLAGELLATEN-DAUERCYSTEN IM OBERFLÄCHENWASSER DER DEUTSCHEN BUCHT

### 5.1 Arteninventar

Von den 44 Dauercystentypen, die im Rahmen der vorliegenden Untersuchung in rezenten Sedimenten der Deutschen Bucht beobachtet wurden (vgl. Kap. 4.1), traten 33 Formen auch im oberflächennahen Pelagial auf. Hiervon konnten 25 Typen jeweils einer Art eindeutig zugeordnet werden.

Tabelle 5-1 gibt einen Überblick über die im Sediment nachgewiesenen Dauercystenarten sowie über deren Vorkommen im Pelagial drei geographisch unterschiedlicher Bereiche der Deutschen Bucht (zur geographischen Zonierung siehe Kap. 4.1).

**Küstenferner Bereich:** Insgesamt kamen hier 15 verschiedene Cystentypen im Pelagial vor. Es traten jedoch von den 10 bestimmten Arten nur *Protoperidinium punctulatum* und *Scrippsiella trochoidea* als lebende und leere Cyste in der Wassersäule auf. Alle anderen Arten (mit Ausnahme zweier unbekannter Cystenformen) wurden nur als leere Cyste beobachtet.

**Küstennaher Bereich:** 22 verschiedene Cystenformen, von denen 17 eindeutig einer Art zugeordnet werden konnten, wurden im Pelagial vorgefunden. Mit Ausnahme von Leerfunden der Arten *Diplopsalis lenticula*, *Protoceratium reticulatum*, *Protoperidinium pentagonum* Typ B und *Zygabikodinium lenticulatum* kamen alle anderen Formen auch als lebende Cyste vor.

**Wattenmeer:** Das Pelagial des nordfriesischen Wattenmeeres zeigte eine relativ hohe Cystendiversität mit insgesamt 33 verschiedenen Formen. 25 von ihnen konnten eindeutig jeweils einer Art zugeordnet werden. *A. cf. tamarense* trat dort ausschließlich als lebende Cyste auf. Die Cysten von *Alexandrium pseudogonyaulax*, *Gonyaulax spinifera*, *Polykrikos kofoidii*, *Protoceratium reticulatum*, *Protoperidinium leonis* und *Scrippsiella trifida* waren leer. Alle anderen Cystenarten waren lebend und leer vorhanden.

**Zusammenfassend** läßt sich feststellen, daß die meisten Arten vor allem im küstennahen Bereich und in den Wattgewässern auftraten. Küstenwärts nahm das Artenspektrum an

lebenden Cysten stetig zu, erreichte aber insgesamt nie die Artendiversität der leeren Cysten.

Tab. 5-1. Checklist von Dinoflagellaten-Dauercysten in rezenten Sedimenten der Deutschen Bucht und ihr Vorkommen als lebende (♦) und leere (◇) Dauercyste im Pelagial (+ = vegetatives Stadium nicht für die Deutsche Bucht nachgewiesen, vgl. Tab. 4-1).

Deutsche Bucht					
	küstenferner Bereich		küstennaher Bereich		Wattenmeer
<i>Alexandrium</i> cf. <i>excavatum</i>					
<i>Alexandrium pseudogonyaulax</i>					◇
<i>Alexandrium</i> cf. <i>tamarense</i>				♦	♦
<i>Diplopsalis lenticula</i>			◇	♦	◇
Diplopsalid Gruppe					
<i>Gonyaulax diguialis</i>					
<i>Gonyaulax polyedra</i> *					
<i>Gonyaulax scrippsae</i>					
<i>Gonyaulax spinifera</i> Gruppe					◇
<i>Gymnodinium catenatum</i> *	◇		♦	◇	♦
<i>Oblea rotunda</i>				♦	◇
<i>Peridinium dalei</i>			♦	◇	◇
<i>Pheopolykrikos hartmannii</i> *				♦	
<i>Polykrikos kofoidii</i>					◇
<i>Polykrikos schwartzii</i>	◇		♦	◇	◇
<i>Protoceratium reticulatum</i>				◇	◇
<i>Protoperidinium avellana</i>					
<i>Protoperidinium claudicans</i>				♦	◇
<i>Protoperidinium compressum</i> *					
<i>Protoperidinium conicoides</i>	◇		♦	◇	◇
<i>Protoperidinium conicum</i>	◇		♦	◇	◇
<i>Protoperidinium denticulatum</i>			♦	◇	◇
<i>Protoperidinium divaricatum</i>					
<i>Protoperidinium leonis</i>			♦	◇	◇
<i>Protoperidinium minutum</i>	◇		♦	◇	◇
<i>Protoperidinium oblongum</i>	◇		♦	◇	◇
<i>Protoperidinium pentagonum</i> A			♦	◇	◇
<i>Protoperidinium pentagonum</i> B				◇	◇
<i>Protoperidinium punctulatum</i>	♦	◇	♦	◇	◇
<i>Protoperidinium subinermis</i>					
<i>Protoperidinium</i> spp.	◇			◇	◇
<i>Scrippsiella lachrymosa</i> *	◇		♦	◇	◇
<i>Scrippsiella trifida</i> *					◇
<i>Scrippsiella trochoidea</i>	♦	◇	♦	◇	◇
<i>Zygabikodinium lenticulatum</i>		◇		◇	◇
Dinocyste indet.	♦	◇	♦	◇	◇
Röhrenstatoplast					◇
Sternhaarstatoplast					

Mehrere "fremde" Arten, die in den Sedimenten der Deutschen Bucht gefunden wurden (vgl. Kap. 4.1), wurden auch in der Wassersäule beobachtet. Neben *Pheopolykrikos hartmannii*, *Scrippsiella lachrymosa* und *S. trifida* waren auch die Cysten des potentiell toxischen *Gymnodinium catenatum* regelmäßig anzutreffen.

## 5.2 Allgemeine horizontale Verbreitung

Im Oberflächenwasser aller Stationen waren leere und - mit Ausnahme einer küstenfernen Station - auch lebende Cysten verbreitet. Der prozentuale Anteil der lebenden Cysten an der Gesamtzystenanzahl lag meistens zwischen 25 und 35 %, erreichte jedoch in keinem Falle mehr als 40 %. Der im Vergleich zu den Verhältnissen im Oberflächensediment relativ hohe Anteil leerer Cysten in der Wassersäule ist vermutlich auf die verstärkte Resuspension leerer und damit leichter Cysten und ihrer geringeren Sinkgeschwindigkeiten zurückzuführen (s.u.).

Die Cystenabundanz im Wasser zeigte deutliche horizontale Unterschiede. Wie im Falle der Diversität ist eine generelle Zunahme von dem küstenfernen Gebiet (0,4-3,0 Cysten  $\text{dm}^{-3}$ ) zur küstennahen Region (0,8-15,0 Cysten  $\text{dm}^{-3}$ ) zu beobachten (Abb. 5-1). Das Wattenmeer weist mit Abstand die höchsten Cystenkonzentrationen im Wasser auf. Im April 1993 wurden hier Abundanzen von 42,5-74,3 Cysten  $\text{dm}^{-3}$  beobachtet. Diese Cystenverteilung zeigt einen entgegengesetzten Trend zum horizontalen Cystenvorkommen in den Sedimenten der Deutschen Bucht (vgl. Kap. 4.2).

Im Februar 1994 war die Cystenkonzentration in den Wattgewässern mit Ausnahme einer Station (T9) immer  $> 30$  Cysten  $\text{dm}^{-3}$  (Abb. 5-2). Maximalabundanzen von 65,5 Cysten  $\text{dm}^{-3}$  wurden auf Station T11 angetroffen. Sie lagen damit nur unerheblich niedriger als diejenigen der Aprilaufnahme.

Ein Vergleich der Cystenabundanz mit der jeweiligen Detrituskonzentration auf den einzelnen Stationen zeigt, daß die Dichte der Cystenbesiedlung in der Wassersäule bei beiden Untersuchungsterminen eng mit der Höhe des Detritusgehaltes gekoppelt ist (Abb. 5-3). Aufgrund dieses Befundes und der Tatsache, daß zum Zeitpunkt der Untersuchungen kaum cystenbildende Dinoflagellaten im Phytoplankton beobachtet wurden (A. Haase & U. Tillmann pers. Mitt.), ist zu vermuten, daß es sich bei den im Pelagial angetroffenen Dinoflagellaten-Dauercysten um resuspendierte Zellen handelt.

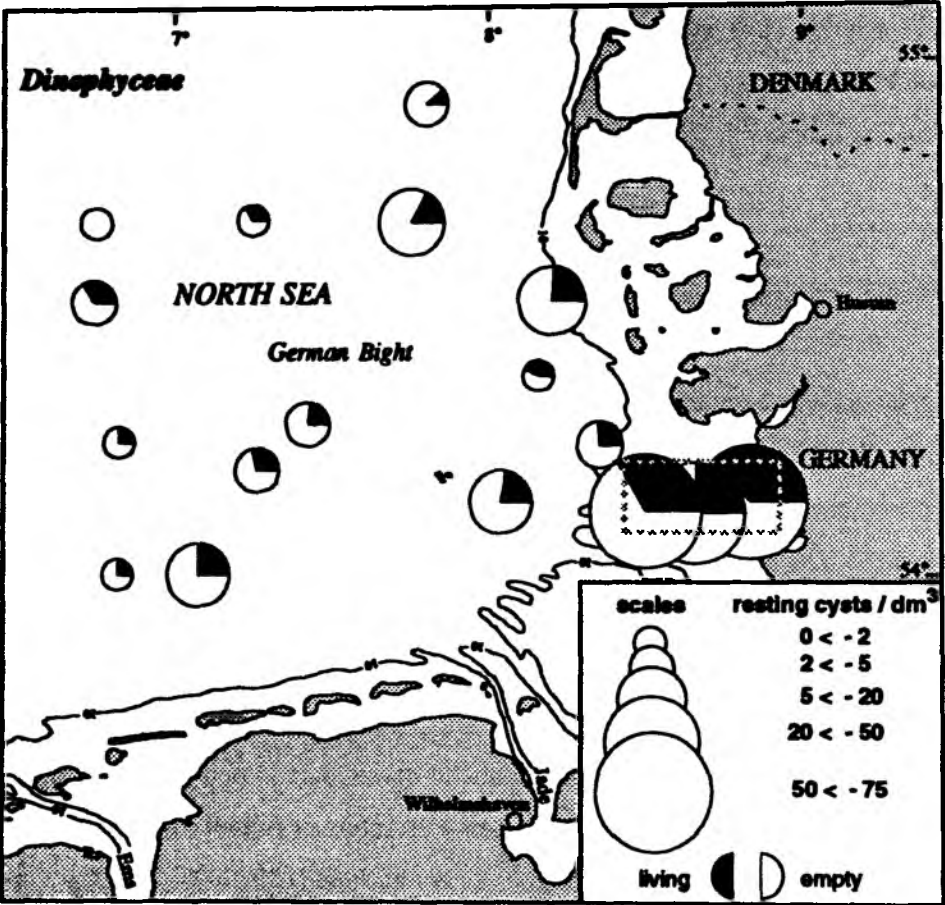


Abb. 5-1. Horizontale Verbreitung von lebenden und leeren Dinoflagellaten-Dauercysten im Oberflächenwasser der Deutschen Bucht, April 1993 (Gestrichelter Kasten = Untersuchungsgebiet von Abb. 5-2).

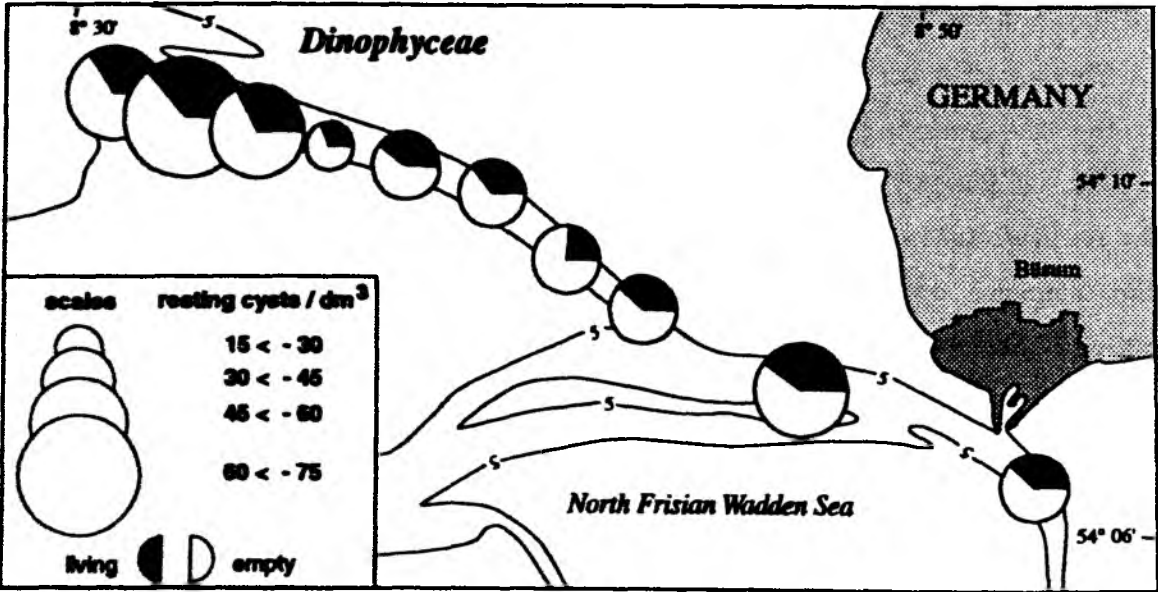


Abb. 5-2. Horizontale Verbreitung von lebenden und leeren Dinoflagellaten-Dauercysten im Oberflächenwasser des Nordfriesischen Watteneeres, Februar 1994.

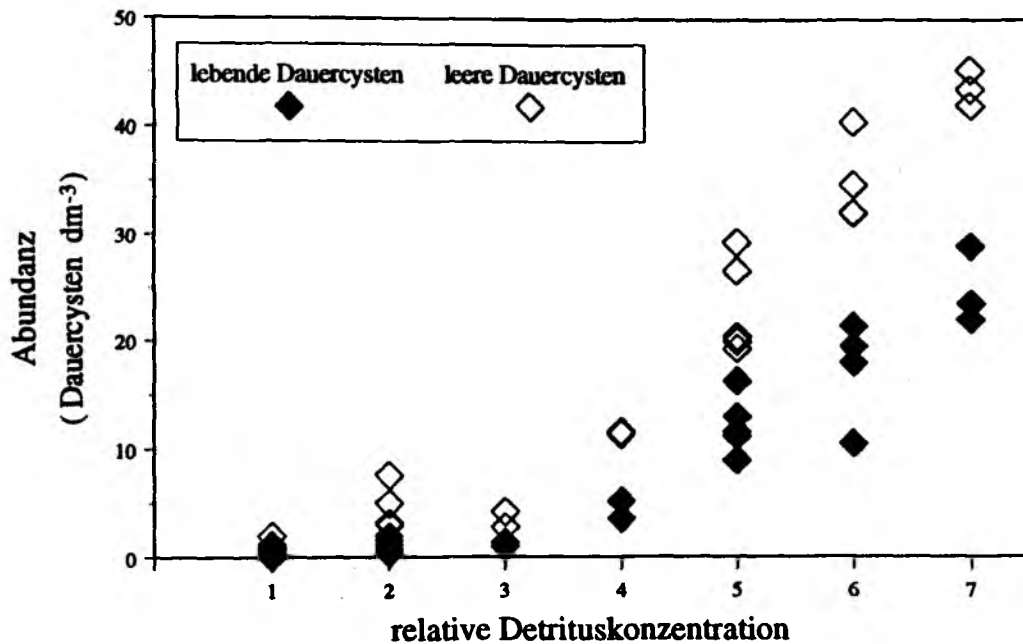


Abb. 5-3. Beziehungen zwischen Abundanzen lebender bzw. leerer Dinoflagellaten-Dauercysten im Oberflächenwasser der Deutschen Bucht und relativer Detrituskonzentration (vgl. Kap. 3.2.2).

### 5.3 Horizontale Verbreitung auf Artniveau

Die häufigsten Dauercysten im Pelagial der Deutschen Bucht waren in Reihenfolge ihrer Lebendabundanz *Scrippsiella trochoidea*, *Protoperidinium minutum*, *P. conicum*, *P. punctulatum* und *Zygabikodinium lenticulatum*.

Aufgrund der sehr geringen Cystenkonzentrationen im Oberflächenwasser und der damit verbundenen statistischen Fehlerbreiten beschränkt sich die nachfolgende Ausführung auf die Verbreitung der abundanten Art *Scrippsiella trochoidea* und der potentiell toxischen Art *Gymnodinium catenatum*.

***Scrippsiella trochoidea*** (Abb. 5-4 & 5-5): Diese Art dominierte an den meisten Stationen das Cystenvorkommen im Pelagial der Deutschen Bucht. Nur an wenigen Stellen im küstenfernen und -nahen Bereich trat sie nicht auf. Die meisten *S. trochoidea*-Cysten fanden sich im Bereich des Wattenmeeres. An Stationen mit mehr als insgesamt 10 Cysten dm<sup>-3</sup> erreichten lebende Cysten dieser Art einen prozentualen Anteil zwischen 11 und 43 % an der Gesamtlebendcystenanzahl, ein Prozentsatz, wie ihn *S. trochoidea* größtenteils auch im Sediment aufweist. Leere Cysten sind jedoch nur mit 2-20 % an der Gesamtanzahl leerer Cysten beteiligt und somit erheblich unterrepräsentiert. Weiterhin fällt auf, daß bei dieser Art

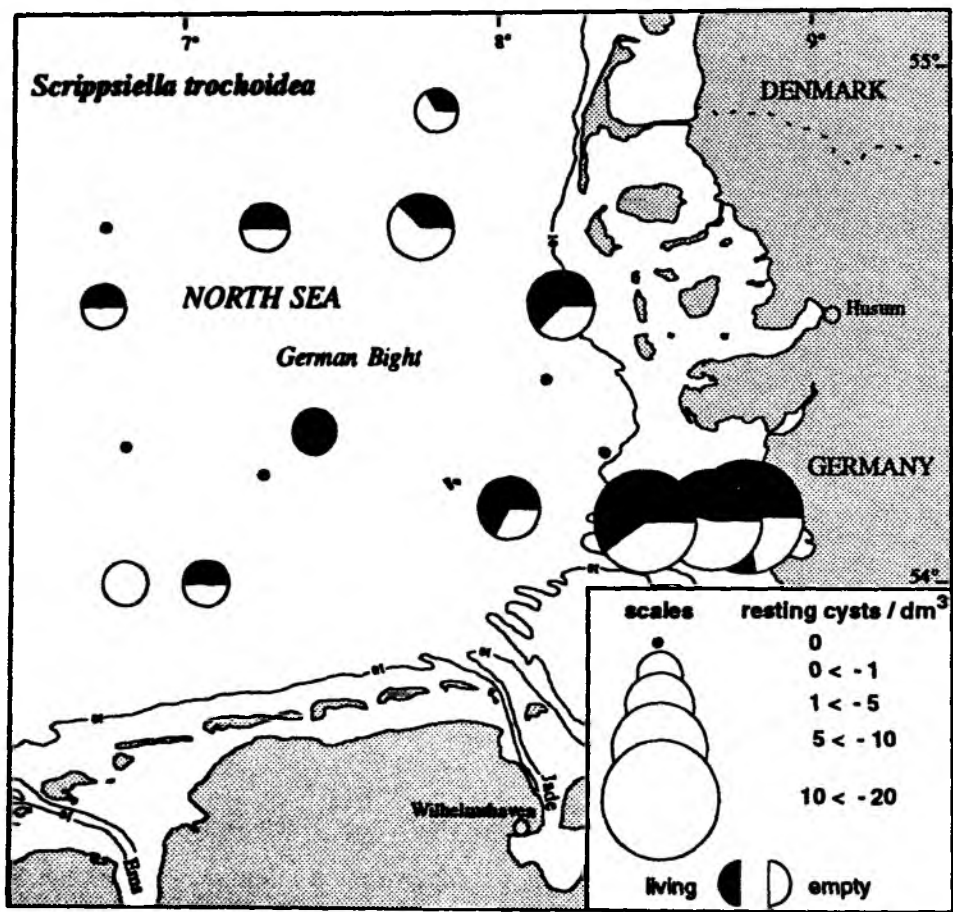


Abb. 5-4. Horizontale Verbreitung von lebenden und leeren *Scrippsiella trochoidea*-Dauercysten im Oberflächenwasser der Deutschen Bucht, April 1993.

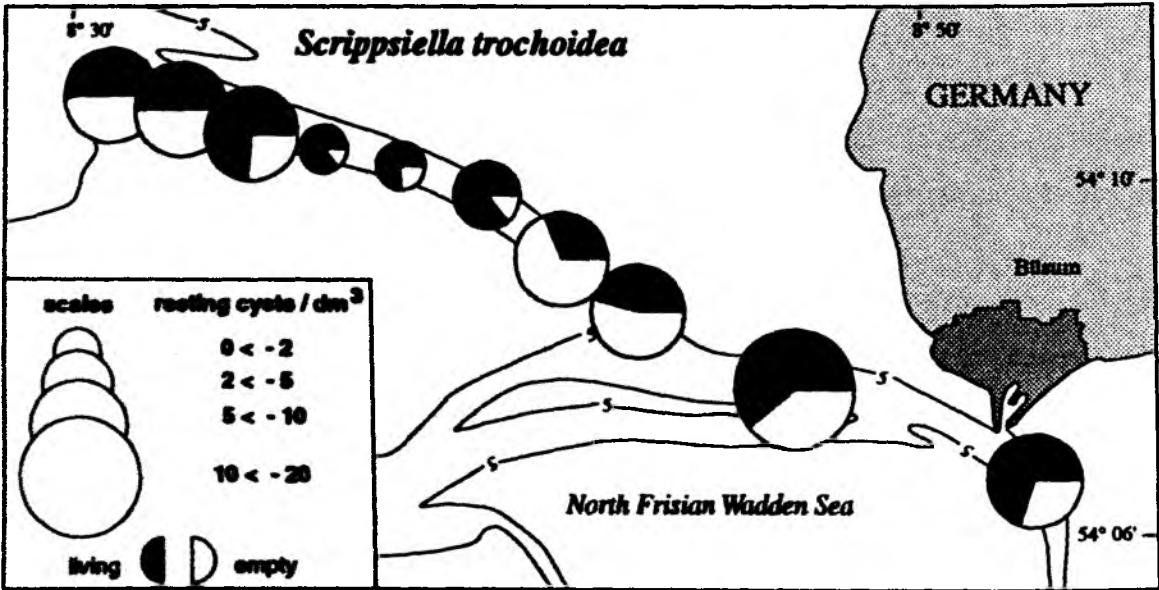


Abb. 5-5. Horizontale Verbreitung von lebenden und leeren *Scrippsiella trochoidea*-Dauercysten im Oberflächenwasser des Nordfriesischen Wattenmeeres, Februar 1994.

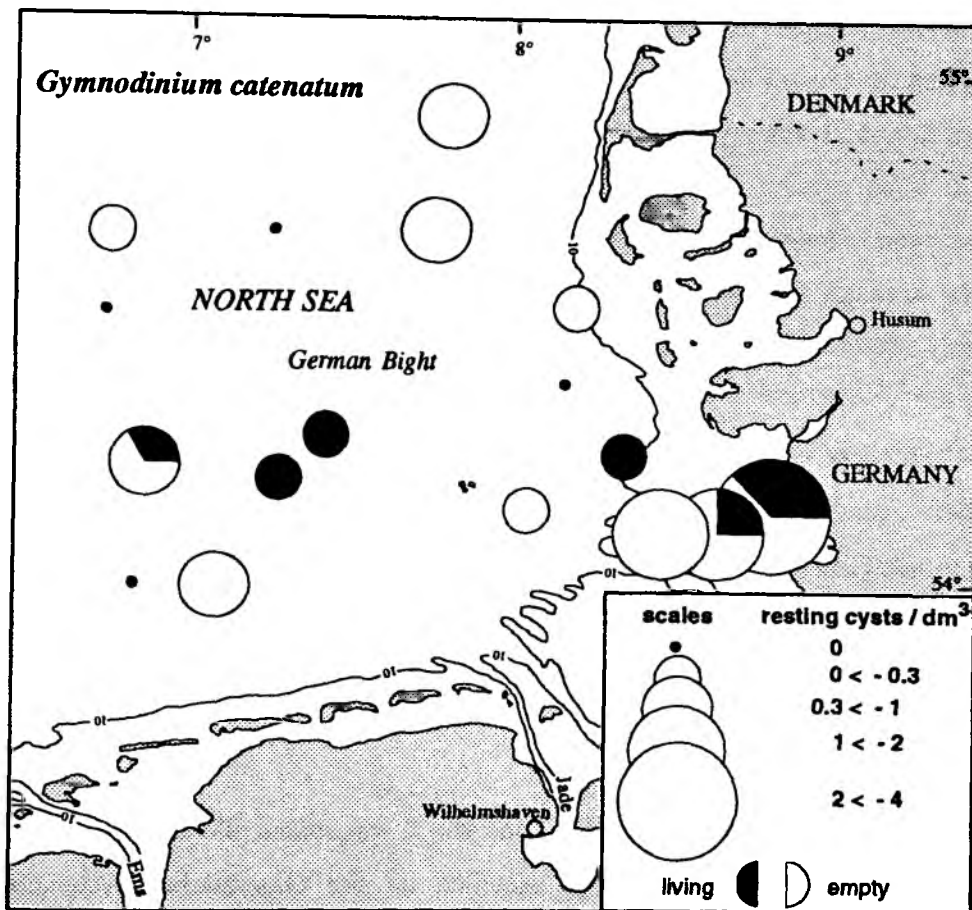


Abb. 5-6. Horizontale Verbreitung von lebenden und leeren *Gymnodinium catenatum*-Dauercysten im Oberflächenwasser der Deutschen Bucht, April 1993.

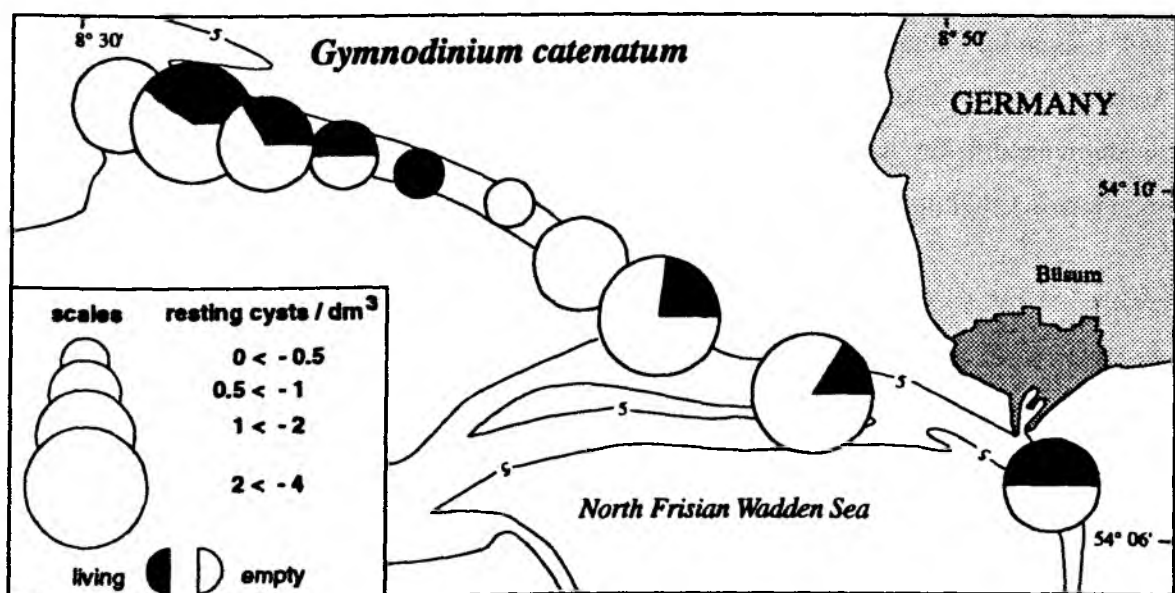


Abb. 5-7. Horizontale Verbreitung von lebenden und leeren *Gymnodinium catenatum*-Dauercysten im Oberflächenwasser des Nordfriesischen Wattenmeeres, Februar 1994.



im Gegensatz zu den Verhältnissen aller anderen Formen das Verhältnis von lebenden zu leeren Cysten an fast allen Stationen  $<1$  war. Da davon auszugehen ist, daß es sich um resuspendierte Cysten handelt, ist vermutlich die größere Zerbrechlichkeit der leeren Kalzitcysten für dieses Phänomen, welches auch in tieferen Sedimentschichten zu beobachten war (vgl. Kap. 4.3), verantwortlich.

*Gymnodinium catenatum* (Abb. 5-6 & 5-7): Mit Ausnahme einiger küstenferner und -naher Stationen konnten an allen Stationen Cysten der potentiell toxischen Art *G. catenatum* festgestellt werden. Im Wattenmeer fanden sich die höchsten Abundanzen (1,3 lebende Cysten  $\text{dm}^{-3}$ , 2,2 leere Cysten  $\text{dm}^{-3}$ ). Insgesamt kamen jedoch nur an etwa 50 % der Stationen lebende Cysten vor. Das Verhältnis von lebenden zu leeren Cysten war bei *G. catenatum*-Abundanzen von  $> 0,5$  Cysten  $\text{dm}^{-3}$  stets  $\leq 1$ . Die lebenden Cysten stellten an Stationen mit Gesamtcystenzahlen von mehr als 10 Cysten  $\text{dm}^{-3}$  einen prozentualen Anteil von 0 bis 8 % an der Gesamtlebendcystenanzahl. Leere Cysten fanden sich mit 0-7 % an der Gesamtleercystenanzahl. Beide Prozentbereiche liegen in der Größenordnung, wie sie *G. catenatum* auch im Sediment besitzt.

Insgesamt betrachtet, sind nur mit Ausnahme von *S. trochoidea* alle anderen, häufigen Arten mit etwa den gleichen prozentualen Anteilen an der Gesamtlebendcystenanzahl bzw. Gesamtleercystenanzahl im Pelagial vertreten, wie sie auch im Sediment vorliegen. Eine besondere Rolle spielen jedoch die Formen, die als *Protoperidinium* spp. klassifiziert worden sind. Liegen im Sediment oftmals leere Vertreter dieser Gattung undeformiert vor, so daß die Archäopyle erkennbar und damit eine Artzuordnung möglich ist, sind im Pelagial vermehrt zusammengedrückte, leere Cysten zu finden. Dadurch ist bei den leeren Cysten eine leichte prozentuale Erhöhung von unbestimmten *Protoperidinium* spp. im Pelagial zu verzeichnen.

## 6. DINOFLAGELLATEN-DAUERCYSTEN IN AUSGEWÄHLTEN BRACKWASSER-BECKEN AN DER WESTKÜSTE SCHLESWIG-HOLSTEINS

### 6.1 Beltringharder Koog

Die Stationen im Beltringharder Koog wurden so gewählt, daß möglichst große Salinitätsunterschiede erfaßt wurden. Tabelle 6-1 gibt eine Übersicht über die Salinitäts- und Sedimentcharakteristika der 4 bzw. 6 Stationen.

Tab. 6-1. Salinitäts- und Sedimentcharakteristika der Stationen im Beltringharder Koog (n.D. = keine Untersuchung durchgeführt).

Beltringharder Koog				
Station	Wassersäule		Sediment	
	Salinität (PSU)		Typus	organischer Gehalt (%)
	Minimum	Maximum		
BIa	19,3	30,6	schlickiger Sand	1,5 - 2,8
BIi	19,6	31,1	schlickiger Sand	1,6 - 3,1
BIIn	n.D.	n.D.	Schlick	8,2 - 12,5
BIIs	n.D.	n.D.	Schlick	7,8 - 11,4
BSP	1,0	6,0	sandiger Schlick	4,1 - 6,9
BIII	3,3	5,6	Feinsand	0,3 - 0,7

#### 6.1.1 Arteninventar

Insgesamt kamen 26 Dauercystentypen vor, von denen 19 Arten eindeutig identifiziert werden konnten (Tab. 6-2). Alle Cystentypen sind auch in den rezenten Sedimenten der Deutschen Bucht gefunden worden (vgl. Kap. 4.1). Neben Formen, die als Motilstadium in der Deutschen Bucht beobachtet wurden (vgl. Tab. 4-1), kamen die fremden Arten *Gonyaulax polyedra*, *Gymnodinium catenatum*, *Scrippsiella lachrymosa* und *S. trifida* als lebende und leere Cysten vor. Zusätzlich wurden u.a. die als "Röhrenstatoplast" und als "Sternhaarstatoplast" bekannten, jedoch bisher keinem Organismus zugerechneten Dauerstadien gefunden.

Die Untersuchungen über das Vorkommen von Dinoflagellaten-Dauercysten in den einzelnen Becken im Beltringharder KooG ergaben ein uneinheitliches Bild. In den stark ausgesüßten Becken BIII und BSP konnten während des gesamten Untersuchungszeitraumes keine Dauercysten festgestellt werden (Tab. 6-2).

Tab. 6-2. Vorkommen von lebenden (♦) und leeren (◇) Dinoflagellaten-Dauercysten sowie ausgewählten unbekannten Dauerstadien an den Stationen im Beltringharder KooG (\* = erfolgreich zur Keimung gebracht; vgl. Kap. 8.1).

Beltringharder KooG						
	Bla	Bli	Bln	Bls	BSP	BIII
<i>Diplopsalis lenticula</i> *		♦ ◇				
<i>Gonyaulax polyedra</i> *			◇	♦ ◇		
<i>Gonyaulax spinifera</i> Gruppe	◇			◇		
<i>Gymnodinium catenatum</i> *	♦ ◇					
<i>Peridinium dalei</i>	♦ ◇	♦ ◇	♦ ◇			
<i>Polykrikos kofoidii</i>	♦ ◇	◇	♦ ◇	♦ ◇		
<i>Polykrikos schwartzii</i> *	♦ ◇	♦ ◇	♦ ◇	♦ ◇		
<i>Protoceratium reticulatum</i> *	♦ ◇	♦ ◇	♦ ◇	♦ ◇		
<i>Proto-peridinium conicoides</i>	♦ ◇	♦ ◇	◇			
<i>Proto-peridinium conicum</i> *	♦ ◇	♦ ◇	♦ ◇	♦ ◇		
<i>Proto-peridinium denticulatum</i> *	♦ ◇	♦ ◇	♦ ◇	♦ ◇		
<i>Proto-peridinium leonis</i>	◇	♦ ◇	◇			
<i>Proto-peridinium minutum</i> *	♦ ◇	♦ ◇	♦ ◇	♦ ◇		
<i>Proto-peridinium oblongum</i> *	◇	♦ ◇	♦ ◇	♦ ◇		
<i>Proto-peridinium punctulatum</i> *	♦ ◇	♦ ◇	◇			
<i>Proto-peridinium</i> spp.	♦ ◇	♦ ◇	♦ ◇	♦ ◇		
<i>Scrippsiella lachrymosa</i> *	♦ ◇	♦ ◇	♦ ◇	♦ ◇		
<i>Scrippsiella trifida</i>	◇	♦ ◇	◇	♦ ◇		
<i>Scrippsiella trochoidea</i> *	♦ ◇	♦ ◇	♦ ◇	♦ ◇		
<i>Zygabikodinium lenticulatum</i>	♦ ◇	♦ ◇	♦ ◇	♦ ◇		
Dinocyste indet.	♦ ◇	♦ ◇	♦ ◇	♦ ◇		
Röhrenstatoplast	◇		◇	◇		
Sternhaarstatoplast	◇	◇	◇	◇		

An allen untersuchten Stationen des Salzwasserbiotops (BI) waren Dauercysten weitverbreitet. Die vorgefundenen Arten waren mit Ausnahme von *Gonyaulax spinifera*, für die nur leere Cysten (im paläontologischen Taxon als *Spiniferites elongatus* bzw. *S. mirabilis* bezeichnet) nachgewiesen wurden, auch als lebende Cyste vorhanden.

Alle Cysten entsprachen hinsichtlich der Morphologie ihrem jeweiligen Phänotyp der Nordsee. Die für *Gonyaulax polyedra*, *Peridinium dalei* und *Protoceratium reticulatum* im Gebiet der Kieler Bucht beobachtete Reduzierung der Anhänge wurde nicht festgestellt (vgl. Kap. 7-1).

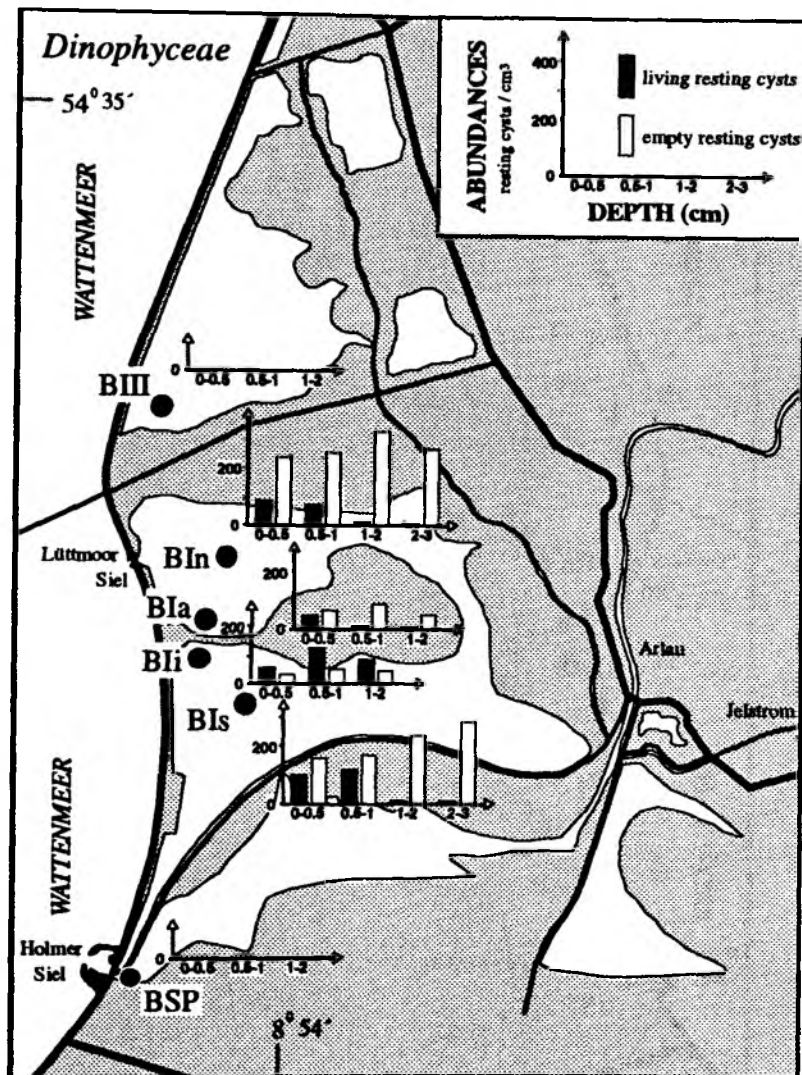


Abb. 6-1. Horizontale und vertikale Verbreitung von lebenden und leeren Dinoflagellaten-Dauercysten in den obersten Sedimentzentimetern ausgewählter Becken im Beltringharder Koog (27./29.5.1991).

An potentiell toxischen Dinoflagellaten traten auch hier lebende und leere Cysten der als Verursacher von paralytischer Muschelvergiftung bekannten Art *Gymnodinium catenatum* auf. Es bleibt aber zu bemerken, daß es sich um einen Einzelfund (14.10.92, BIa) von insgesamt einer lebenden und zwei leeren Cysten handelte.

Insgesamt konnten an den untersuchten Stationen im Salzwasserbiotop sieben verschiedene unbekannte Dinoflagellaten-Cystentypen angesprochen werden, die möglicherweise von Motilzellen stammen, die bisher nicht als cystenbildend gelten. In den durchgeführten Keimungsexperimenten keimten diese Cysten entweder nicht oder bildeten keine vollständige vegetative Zelle aus (vgl. Kap. 8.1). Eine genaue Beschreibung dieser Formen (Dinocyste indet. Typ. A,B,C,D,E,G & J) ist im Appendix 2 zu finden.

Der Sternhaarstatoplast war regelmäßig, aber nur in sehr geringer Anzahl und stets leer im

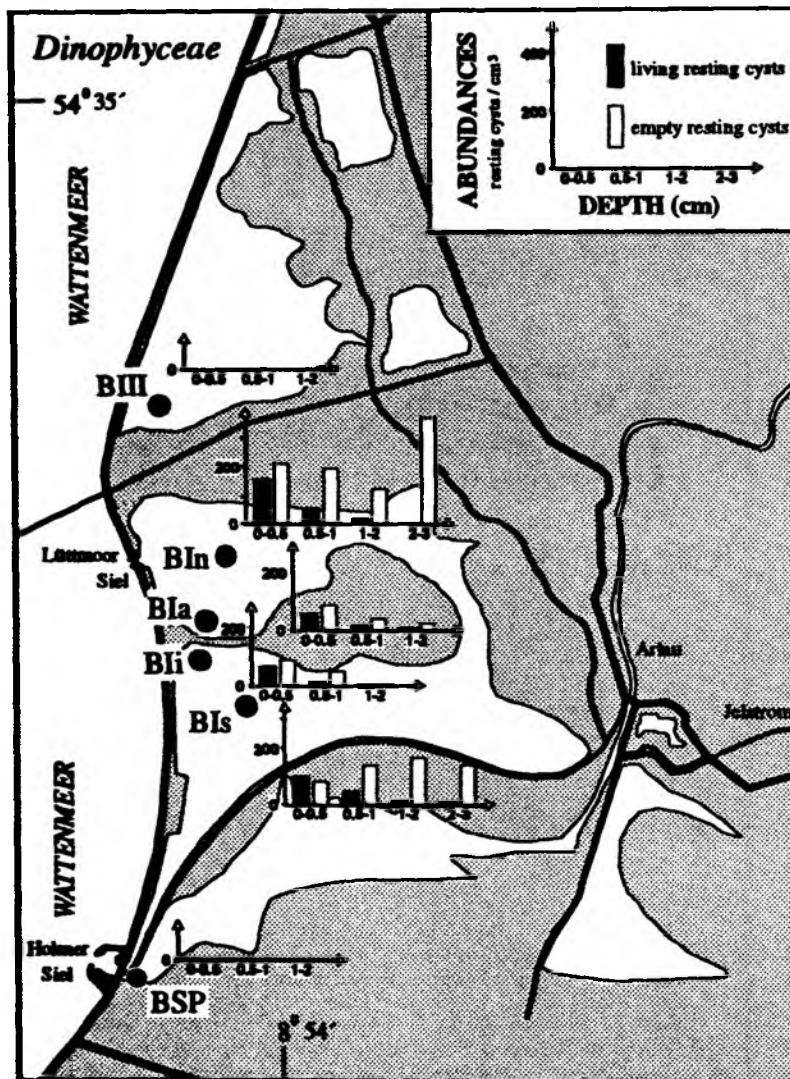


Abb. 6-2. Horizontale und vertikale Verbreitung von lebenden und leeren Dinoflagellaten-Dauercysten in den obersten Sedimentzentimetern ausgewählter Becken im Beltringharder Koog (17.8.1992).

Salzwasserbiotop an allen Stationen zu finden. Der Röhrenstatoplast konnte für drei Stationen nachgewiesen werden. Dieses Dauerstadium trat aber nur äußerst selten auf, und es wurde jeweils nie mehr als ein leeres Exemplar gefunden.

### 6.1.2 Horizontale und vertikale Verbreitung im Salzwasserbiotop

In Tabelle 6-3 sind die Abundanzen für lebende und leere Cysten des Salzwasserbiotops, aufgegliedert in Stationen und Sedimenthorizonte, zusammengefaßt.

Dementsprechend lassen sich die Verteilungsmuster der Cysten in ihrer Gesamtheit im Salzwasserbiotop folgendermaßen charakterisieren:

- Lebende Cysten finden sich hauptsächlich im obersten Sedimentzentimeter.
- Das Verhältnis von lebenden zu leeren Cysten ist in allen Sedimenthorizonten  $<1$ .
- An den flachen Stationen finden sich leere Cysten hauptsächlich oberflächennah.
- An den tiefen Stationen erfolgt mit der Sedimenttiefe stetige Zunahme an leeren Cysten.
- Mit zunehmender Wassertiefe erfolgt eine Zunahme an lebenden und eine starke Erhöhung an leeren Cysten im Vergleich zu flachen Stationen.

Die räumliche Verteilung des Gesamtbestandes der Dinoflagellaten-Dauercysten im Salzwasserbiotop des Beltringharder Kooges ist für zwei Untersuchungstermine (27./29.5.91, 17.8.92), an denen neben den beiden Routinestationen BIa und BIi auch zwei tiefere Stationen beprobt worden sind, in Abb. 6-1 und 6-2 dargestellt. Ergänzt wurden die Aufnahmen durch die Daten aus den ausgesüßten Becken BIII und BSP, in denen, wie für 1991 über einen längerfristigen Untersuchungszeitraum gezeigt und auch in 1992 bestätigt, keine Dauercysten nachzuweisen waren.

Tab. 6-3. Variationsbreite und Mittelwert der Gesamtabundanz von lebenden (♦) und leeren (◇) Dauercysten in verschiedenen Sedimenthorizonten während des gesamten Untersuchungszeitraumes an den Stationen im Salzwasserbiotop (Angaben in  $\text{cm}^{-3}$ ).

Stationen	Horizonte							
	0-0,5 cm		0,5-1 cm		1-2 cm		2-3 cm	
	von-bis	Ø	von-bis	Ø	von-bis	Ø	von-bis	Ø
BIa ♦	6,6-68,7	35,5	1,9-31,4	13,1	0,0-8,5	1,9	/	
◇	7,5-88,5	41,9	6,6-97,9	27,8	3,8-44,3	16,1	/	
BIi ♦	10,1-183,3	42,8	5,0-139,4	24,3	0,0-84,8	3,8	/	
◇	11,3-111,8	50,1	18,8-74,1	48,2	8,8-44,6	22,5	/	
BIIn ♦	86,6-158,2	122,4	56,5-64,0	60,2	11,3-17,0	14,1	0,0-8,0	4,0
◇	203,4-237,3	220,3	188,4-256,2	222,3	121,5-333,4	227,4	271,2-336,2	303,7
BIIs ♦	101,7-105,5	103,6	52,7-116,8	84,7	2,8-11,3	7,1	2,8-8,5	5,6
◇	82,9-169,5	126,2	139,4-177,1	158,2	161,0-228,8	194,9	135,6-288,2	211,9

Aus den Abb. 6-1 und 6-2 wird deutlich, daß die tieferen Stationen eine stärkere Cystenbesiedlung aufweisen. Ein Vergleich der beiden Probennahmeterminale zeigt, daß im Mai 1991 der südliche Teil des Salzwasserbiotops stärker mit lebenden Cysten besiedelt ist. Im August

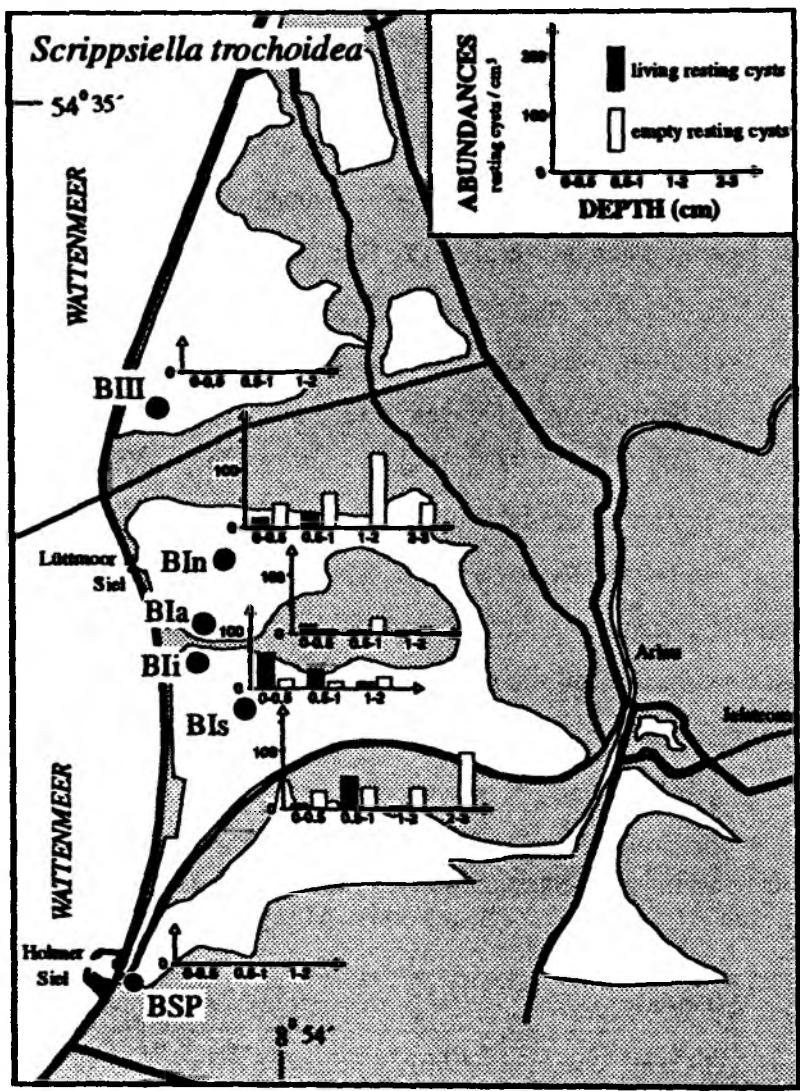


Abb. 6-3. Horizontale und vertikale Verbreitung von lebenden und leeren Dauercysten des Dinoflagellaten *Scrippsiella trochoidea* in den obersten Sedimentzentimetern ausgewählter Becken im Beltringharder Koog (27./29.5.1991).

1992 finden sich hingegen vor allem an der tieferen Station des nördlichen Teils die für diese Untersuchung absoluten Höchstkonzentrationen an lebenden Cysten (158 Zellen cm<sup>-3</sup> im obersten halben Sedimentzentimeter).

Eine taxonomische Unterscheidung in verschiedene Cystengruppen der beiden Probenentnahme zeigt deutlich, daß sowohl bei Zusammenfassung der beiden obersten Sedimenthorizonte als auch im Tiefenintervall 0-2 cm die lebenden Cysten an allen Stationen von Arten aus der Gattung *Scrippsiella* (vor allem *S. trochoidea* und *S. lachrymosa*) dominiert wurden (Tab. 6-4). Im Falle der leeren Cysten ist diese Dominanz jedoch nicht so stark ausgeprägt, bedingt vor allem durch viele leere Cysten von *Peridinium dalei*, *Polykrikos schwartzii* und

*Protoperidinium* spp. sowie durch die wahrscheinlich hohe Zerbrechlichkeit von leeren Kalzitcysten.

Tab. 6-4. Gesamtabundanz von lebenden (◆) und leeren (◇) Dauercysten und Anteil einzelner Cystengruppen in zwei verschiedenen integrierten Sedimenthorizonten (0-1 cm; 0-2 cm) an den Stationen im Salzwasserbiotop (Angaben in cm<sup>-3</sup>).

Tiefen- horizont	Gruppe	Mai 1991								August 1992							
		BIa		BIi		BIIn		BIs		BIa		BIi		BIIn		BIs	
		◆	◇	◆	◇	◆	◇	◆	◇	◆	◇	◆	◇	◆	◇	◆	◇
0-1 cm	<i>Scrippsiella</i> spp.	14,1	26,4	60,3	20,7	28,3	84,8	47,1	49,0	25,9	30,1	13,8	28,9	43,3	65,9	35,8	45,2
	<i>Protoperidinium</i> spp.	3,8	18,8	26,4	11,3	17,0	81,0	22,6	64,0	6,1	14,1	7,5	19,5	26,4	60,3	13,2	41,4
	Rest spp.	8,5	30,1	11,2	3,8	20,7	71,6	37,7	54,6	7,1	15,5	10,7	20,1	32,0	65,9	20,7	17,0
	Cyste indet.	2,8	7,5	0,0	0,0	9,4	9,4	3,8	5,7	2,8	1,9	5,0	3,1	5,7	3,8	7,5	7,5
	Gesamt	29,2	82,8	97,9	35,8	75,4	246,8	111,2	173,3	41,9	61,6	37,0	71,6	107,4	195,9	77,2	111,1
	% Anteil	26,1	73,9	73,2	26,8	23,4	76,6	39,1	60,9	40,5	59,5	34,1	65,9	35,4	64,6	41,0	59,0
0-2 cm	<i>Scrippsiella</i> spp.	10,4	21,7	47,1	22,0	18,8	112,1	32,2	54,3	17,9	25,5	9,5	19,6	30,8	71,3	24,8	48,0
	<i>Protoperidinium</i> spp.	2,5	15,4	23,9	10,7	15,1	83,2	15,1	70,0	4,3	10,9	5,7	14,5	19,5	45,8	10,7	52,1
	Rest spp.	5,7	27,9	10,7	3,8	13,8	74,1	25,1	63,7	4,7	11,8	7,1	15,3	23,2	51,5	14,8	22,6
	Cyste indet.	1,9	5,0	0,0	0,0	6,3	6,3	2,5	3,8	1,9	1,3	3,3	2,1	3,8	2,5	5,0	5,0
	Gesamt	20,5	70,0	81,7	36,5	54,0	275,7	74,9	191,8	28,8	49,5	25,6	51,5	77,3	171,1	55,3	127,7
	% Anteil	22,6	77,4	69,1	30,9	16,4	83,6	28,1	71,9	36,8	63,2	33,2	66,8	31,1	68,9	30,2	69,8

Der relative prozentuale Anteil von *Scrippsiella trochoidea* erreichte im gesamten Untersuchungszeitraum bis zu 100 % an der Lebend- und maximal 60 % an der toten Cystenflora (Abb. 7-3 & 7-4). Weitere häufige Cystenarten des Salzwasserbiotops waren in abnehmender Reihenfolge ihrer Lebendabundanz: *Peridinium dalei*, *S. lachrymosa*, *Protoceratium reticulatum*, *Protoperidinium oblongum*, *P. minutum* und *P. conicum*.

### 6.1.3 Jahreszeitliche Verbreitung im Salzwasserbiotop

Die jahreszeitliche Verbreitung von lebenden und leeren Dauercysten in den obersten Sedimentzentimetern im Salzwasserbiotop läßt sich folgendermaßen charakterisieren:

- Eine Abnahme lebender Cysten vom Winter zum Sommer und gleichzeitige Zunahme leerer Cysten ist zu beobachten.
- Eine starke Erhöhung an lebenden und leeren Cysten findet im Spätsommer/Herbst statt.



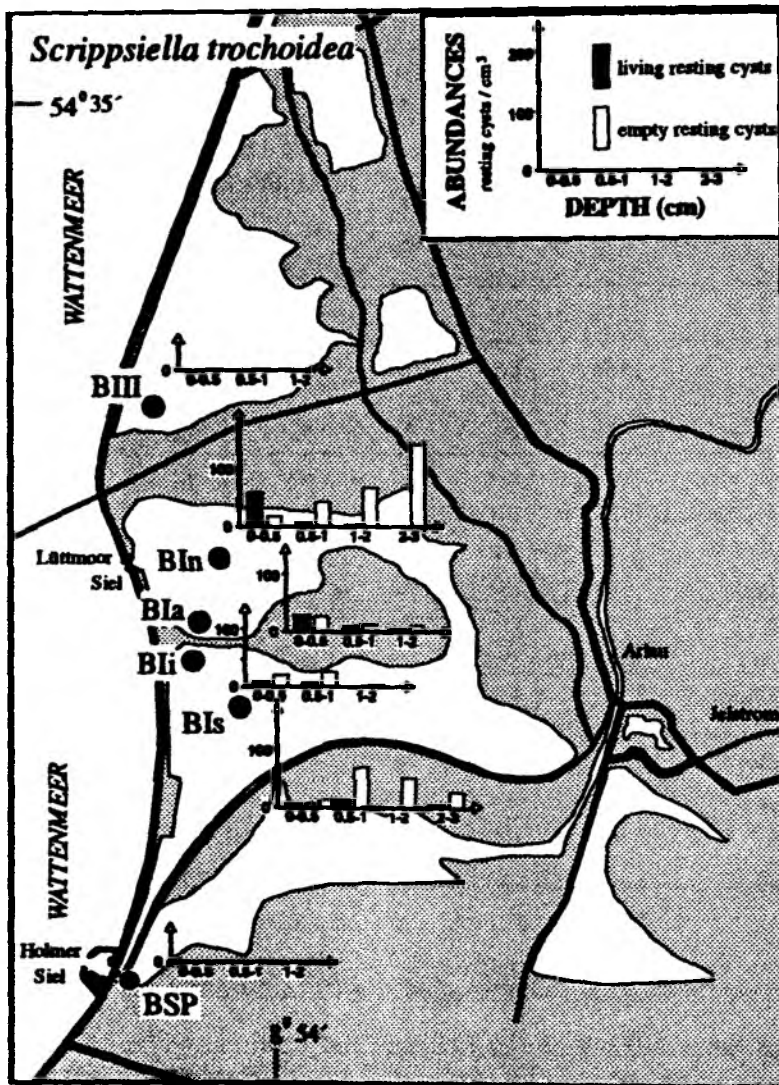


Abb. 6-4. Horizontale und vertikale Verbreitung von lebenden und leeren Dauercysten des Dinoflagellaten *Scrippsiella trochoidea* in den obersten Sedimentzentimetern ausgewählter Becken im Beltringharder Koog (17.8.1992).

Vor allem im obersten Sedimenthorizont scheint die Abnahme von lebenden Cysten und die gleichzeitige Zunahme leerer Cysten auf Keimung zurückzuführen sein. Im Spätsommer/Herbst finden sich neben leeren Cysten auch vermehrt lebende Cysten, was auf eine Einschwemmung vom Wattenmeer hindeutet. Möglicherweise wurde die Zunahme an lebenden Cysten auch durch eine *in-situ* Bildung zusätzlich verstärkt. Abundanzveränderungen in tieferen Sedimenthorizonten dokumentieren wahrscheinlich Bioturbationseffekte.

Im Speziellen ergaben sich für die beiden Stationen im Salzwasserbiotop folgende jahreszeitliche Besiedlung mit lebenden und leeren Dauercysten:

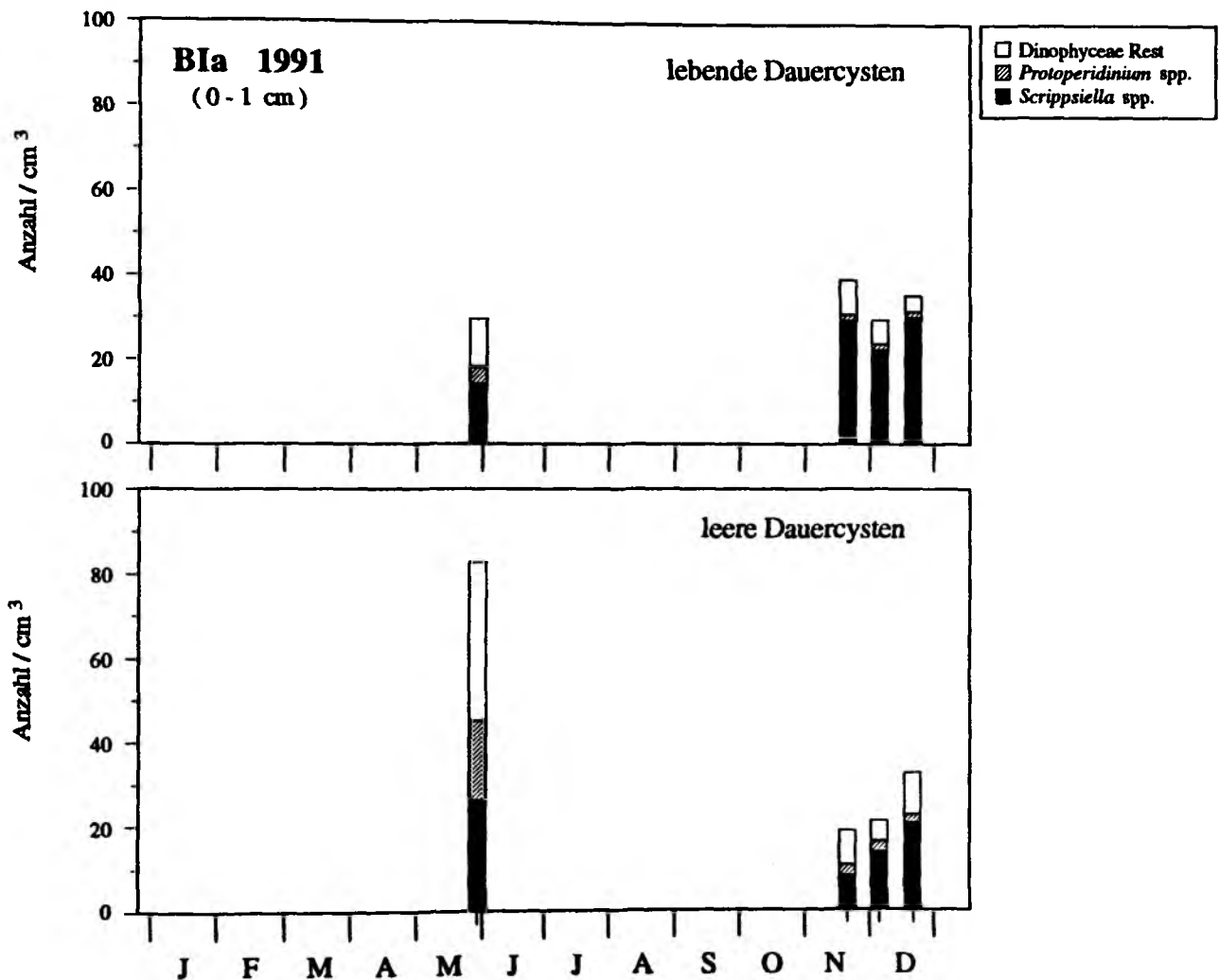


Abb. 6-5. Verbreitung von lebenden und leeren Dinoflagellaten-Dauercysten im obersten Sedimentzentimeter im Jahr 1991 an Station B1a im Salzwasserbiotop des Beltringharder Kooges.

**Station B1a:** Die Cystenjahresgänge im obersten Sedimentzentimeter an dieser Station im Salzwasserbiotop sind für das Jahr 1991 in Abb. 6-5 und für das Jahr 1992 in Abb. 6-6 dargestellt. Obwohl in 1991 nur an vier Terminen Proben gezogen wurden, läßt sich im Frühsommer eine Dominanz leerer Cysten mit 83 Individuen  $\text{cm}^{-3}$  erkennen. Hingegen finden sich Ende Herbst/Anfang Winter mehr lebende als leere Cysten. In 1992 ergibt sich ein ähnliches Bild: Abnahme lebender Cysten bis Ende April auf 11 Zellen  $\text{cm}^{-3}$ , leichter Anstieg der Abundanz bis Anfang Juli und ab Mitte Juli bis Ende des Jahres eine mit bis zu 42 Zellen  $\text{cm}^{-3}$  durchgehend hohe Anzahl an lebenden Cysten. Innerhalb der leeren Cysten zeigt sich ebenfalls eine starke Erhöhung der Abundanz von 14 auf 47 Zellen  $\text{cm}^{-3}$  Mitte Juli.

Die Darstellung des Vorkommens auf Artniveau wurde auf *Scrippsiella trochoidea* beschränkt. Nur diese Art trat in genügend hoher Abundanz auf, um eine statistische Absiche-

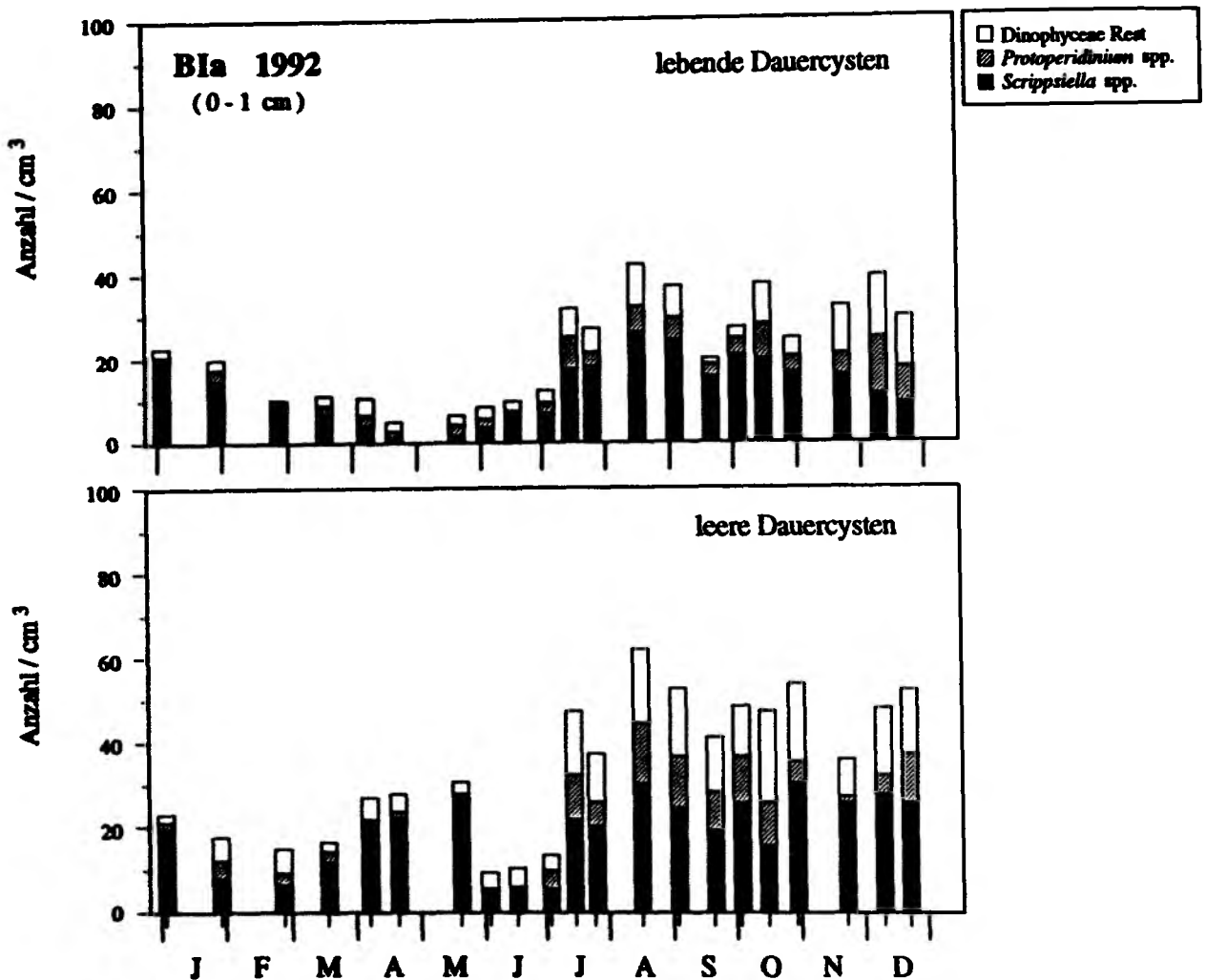


Abb. 6-6. Verbreitung von lebenden und leeren Dinoflagellaten-Dauercysten im obersten Sedimentzentimeter im Jahr 1992 an Station Bla im Salzwasserbiotop des Beltringharder Kooges.

rung zu erhalten, die als Grundlage für eine zuverlässige Bewertung herangezogen werden konnte. Der unterste Horizont (1-2 cm) ist im Jahresgang 1992 durch eine verhältnismäßig gleichbleibende Konzentration an leeren Cysten ( $1,9-10,4 \text{ Zellen cm}^{-3}$ ) charakterisiert, wobei lebende Cysten nur sporadisch (an etwa 50 % der Terminen) und in geringen Konzentrationen auftraten ( $0,6-5,7 \text{ Zellen cm}^{-3}$ ) (Abb. 6-7). Im Gegensatz hierzu wurde im Horizont 0,5-1 cm und hier vor allem im obersten halben Sedimentzentimeter eine größere zeitliche Fluktuation festgestellt. Für das erste Halbjahr 1992 ist ab Ende Januar in den beiden oberen Sedimenthorizonten eine Zunahme an leeren Cysten auf gut  $23 \text{ Zellen cm}^{-3}$  zu erkennen, die von einer Abnahme lebender Cysten begleitet wird. Für den Juni bis Anfang Juli ist eine drastische Abnahme sowohl an lebenden ( $0-2 \text{ Zellen cm}^{-3}$ ) als auch an leeren Cysten (knapp  $3 \text{ Zellen cm}^{-3}$ ) bis in 1 cm Tiefe festzustellen, was allerdings im untersten Horizont nicht so

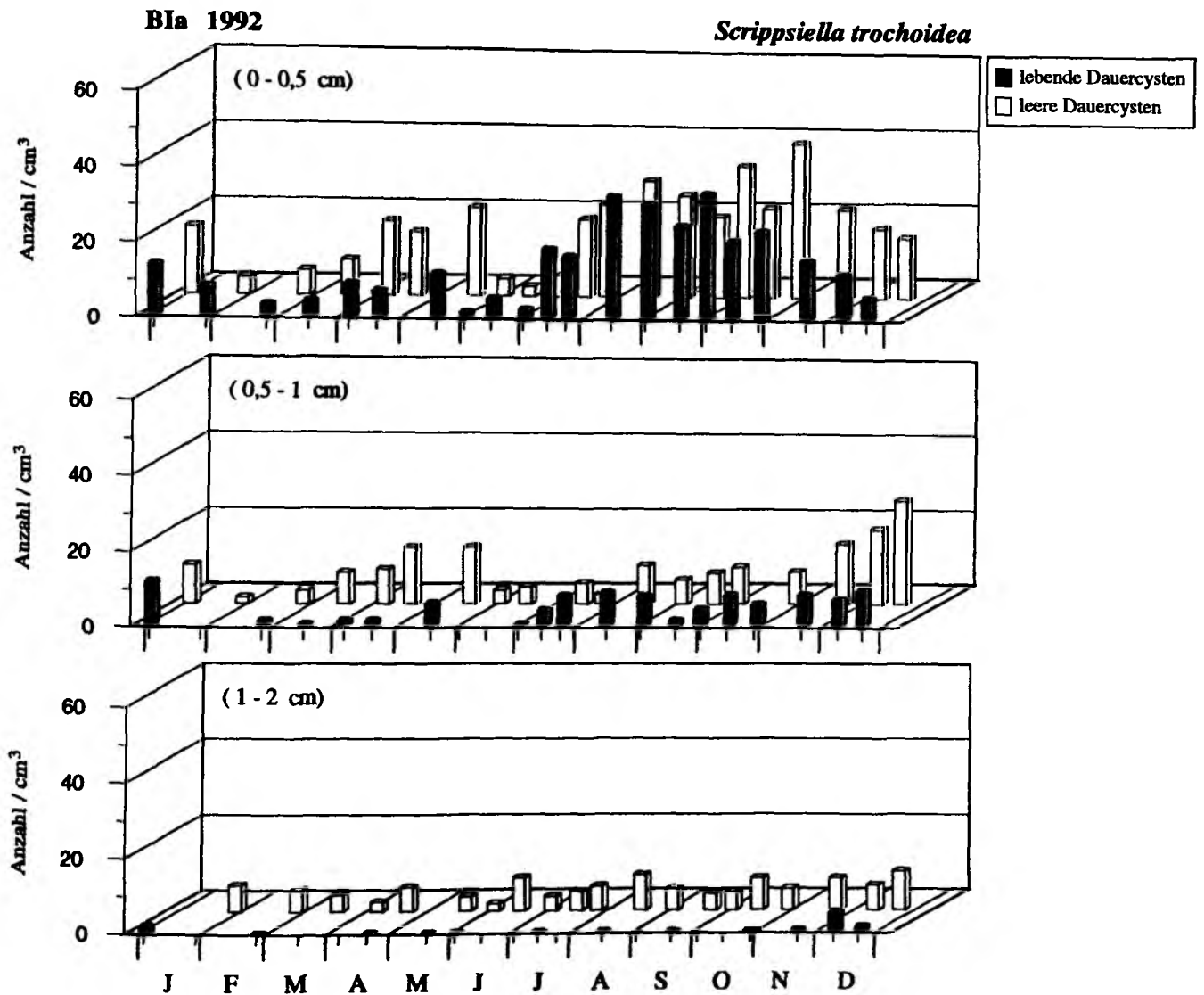


Abb. 6-7. Vertikale Verbreitung von lebenden und leeren Dauercysten des Dinoflagellaten *Scrippsiella trochoidea* in den obersten zwei Sedimentzentimetern im Jahr 1992 an Station Bla im Salzwasserbiotop des Beltringharder Kooges.

stark ausgeprägt ist. Die sedimentologischen Begleitanalysen geben Anlaß zur Vermutung, daß hier offenbar eine stärkere Sedimentumlagerung mit einer Zufuhr von Feinsand stattgefunden hat. Der Gehalt an organischer Substanz verringerte sich von Mitte Mai bis Juni von 2,7 % auf 1,5 % im obersten Sedimentzentimeter. Ab Mitte Juli ist eine starke Zunahme an lebenden Cysten von ungefähr 3 auf 19 sowie leeren *Scrippsiella*-Zellen von knapp 6 auf 21 Cysten cm<sup>-3</sup> zu verzeichnen, die sich auch im Gesamtbestand (s.o.) und vor allem im 0-0,5 cm Horizont widerspiegelt. In diesem obersten Sedimenthorizont ist dann aber im Gegensatz zu den anderen Horizonten eine Abnahme der lebenden und leeren Cysten zum Winter hin zu verzeichnen.

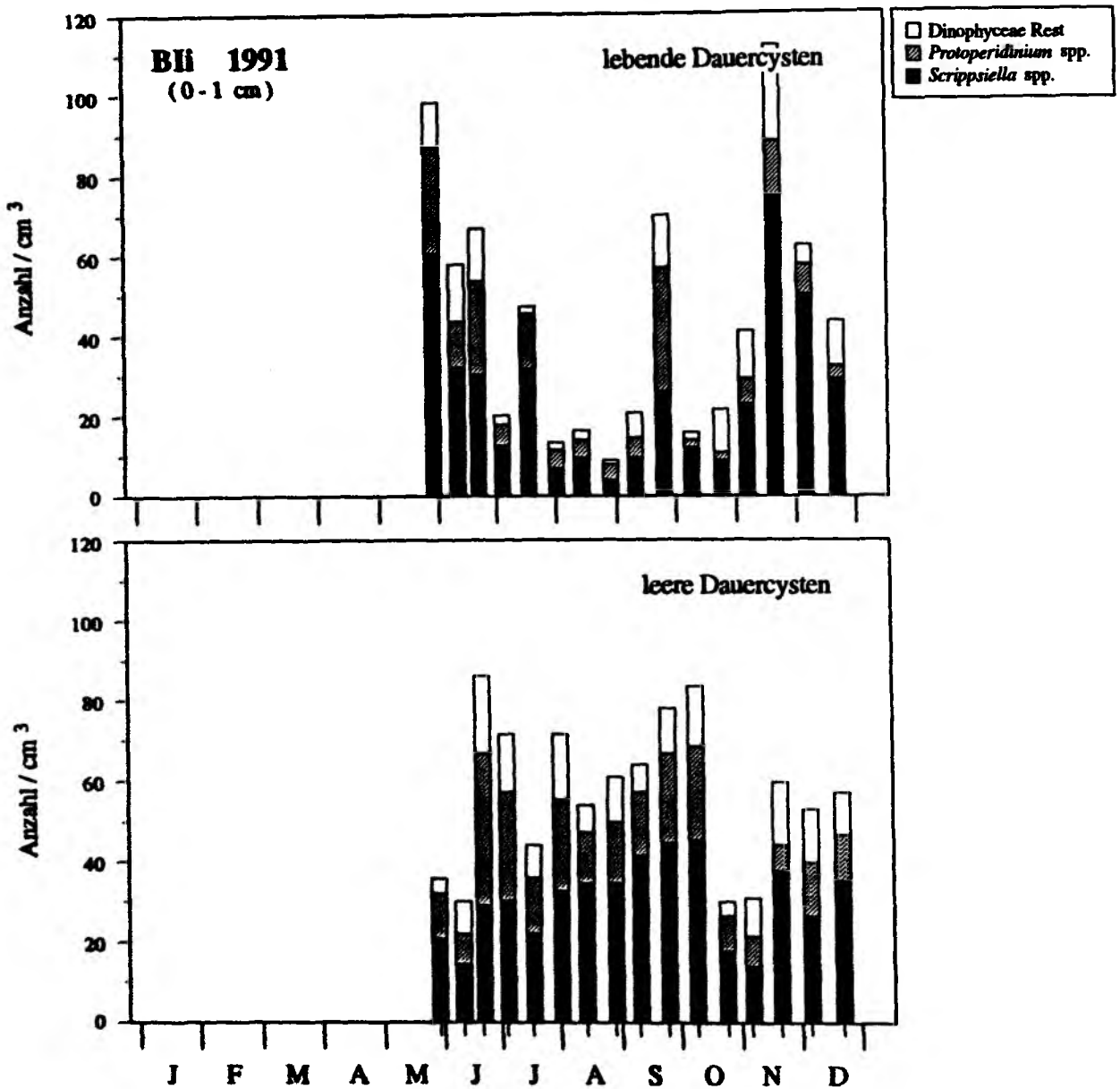


Abb. 6-8. Verbreitung von lebenden und leeren Dinoflagellaten-Dauercysten im obersten Sediment-zentimeter im Jahr 1991 an Station BII im Salzwasserbiotop des Beltringharder Kooges.

**Station BII:** Insgesamt zeigte diese Station im Salzwasserbiotop im Vergleich zur Station BIIa für das Jahr 1991 eine höhere Besiedlung an lebenden und leeren Cysten (Abb. 6-8). Von Mitte Mai 1991 bis Ende August wurde eine mehr oder minder stetige Abnahme von 98 auf 9 lebende Cysten  $\text{cm}^{-3}$  beobachtet. Ende September wurde eine starke Abundanzzunahme (knapp 70 Zellen  $\text{cm}^{-3}$ ) festgestellt, die sich jedoch im Oktober nicht fortsetzte. Vielmehr ist ab Anfang Oktober mit ungefähr 16 lebenden Cysten  $\text{cm}^{-3}$  eine relativ schwache Besiedlung vorhanden, die sich aber innerhalb von 6 Wochen auf 112 Cysten  $\text{cm}^{-3}$  stark erhöhte. Zum Winter hin ist wiederum eine Abnahme der Cystenzahlen zu verzeichnen. Die leeren Cysten

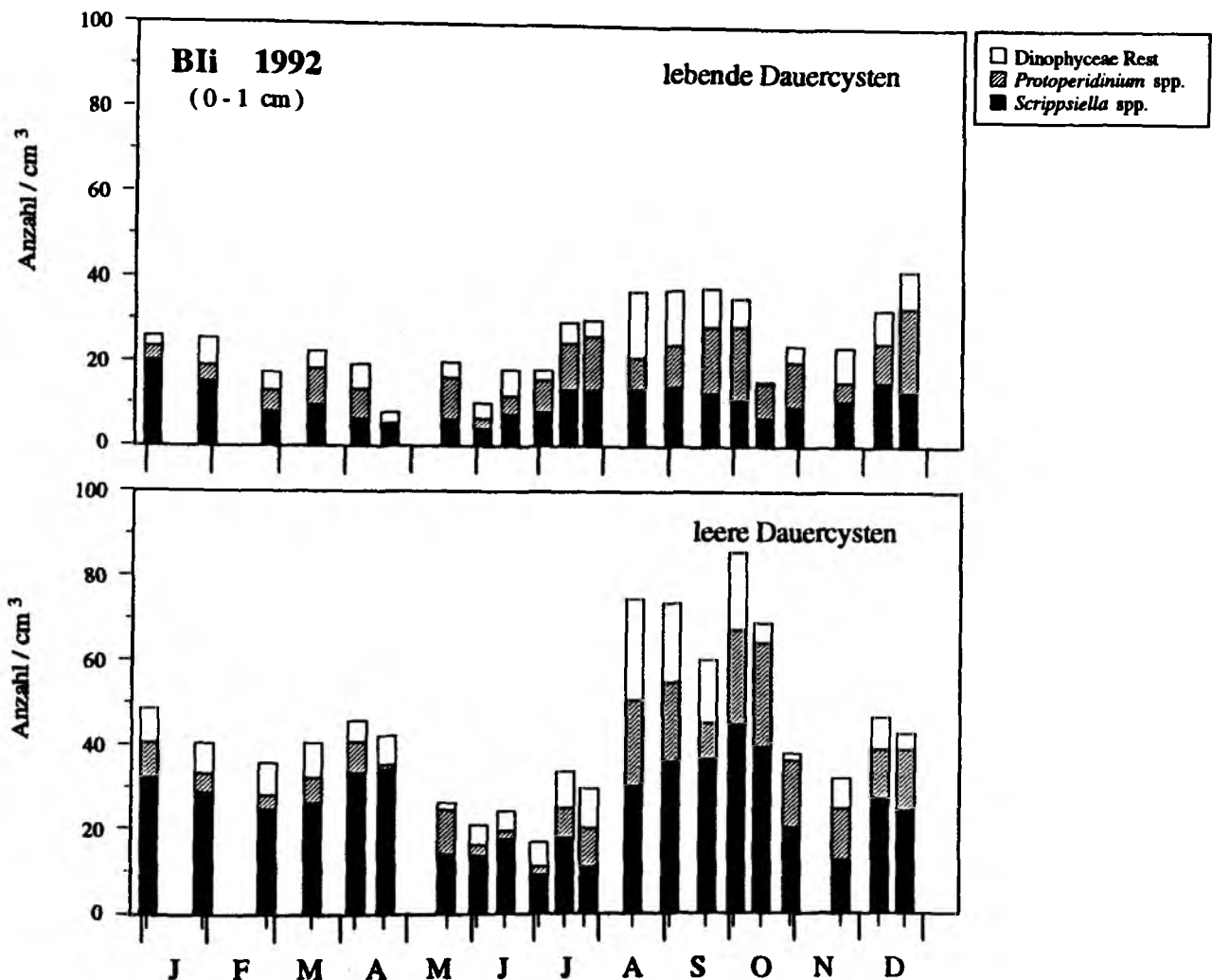


Abb. 6-9. Verbreitung von lebenden und leeren Dinoflagellaten-Dauercysten im obersten Sedimentzentimeter im Jahr 1992 an Station Bli im Salzwasserbiotop des Beltringharder Kooges.

zeigten 1991 ähnliche Abundanzschwankungen, die jedoch nicht ganz so stark ausgeprägt waren.

Bei den lebenden Cysten konnten 1992 die hohen Konzentrationen aus dem vorherigen Jahr zu keinem Zeitpunkt erreicht werden (Abb. 6-9). Von Anfang des Jahres bis Ende April verringerte sich die Abundanz lebender Cysten leicht, ehe sie sich über den Frühsommer bis Herbst wieder auffallend erhöhte. Diese Zunahme war besonders deutlich bei den leeren Cysten ausgeprägt. Ab Mitte Oktober bis Ende November verringerten sich die Abundanzen lebender und leerer Cysten, bevor sie zum Winter wieder leicht anstiegen.

Die beobachtete stärkere Besiedlung mit lebenden Cysten an Station Bli für das Jahr 1991 läßt sich auch für *Scripsiella trochoidea* nachweisen (Abb. 6-10). Zeigen lebende und leere *Scripsiella*-Cysten zum Untersuchungsbeginn im Mai relativ hohe Konzentrationen (11

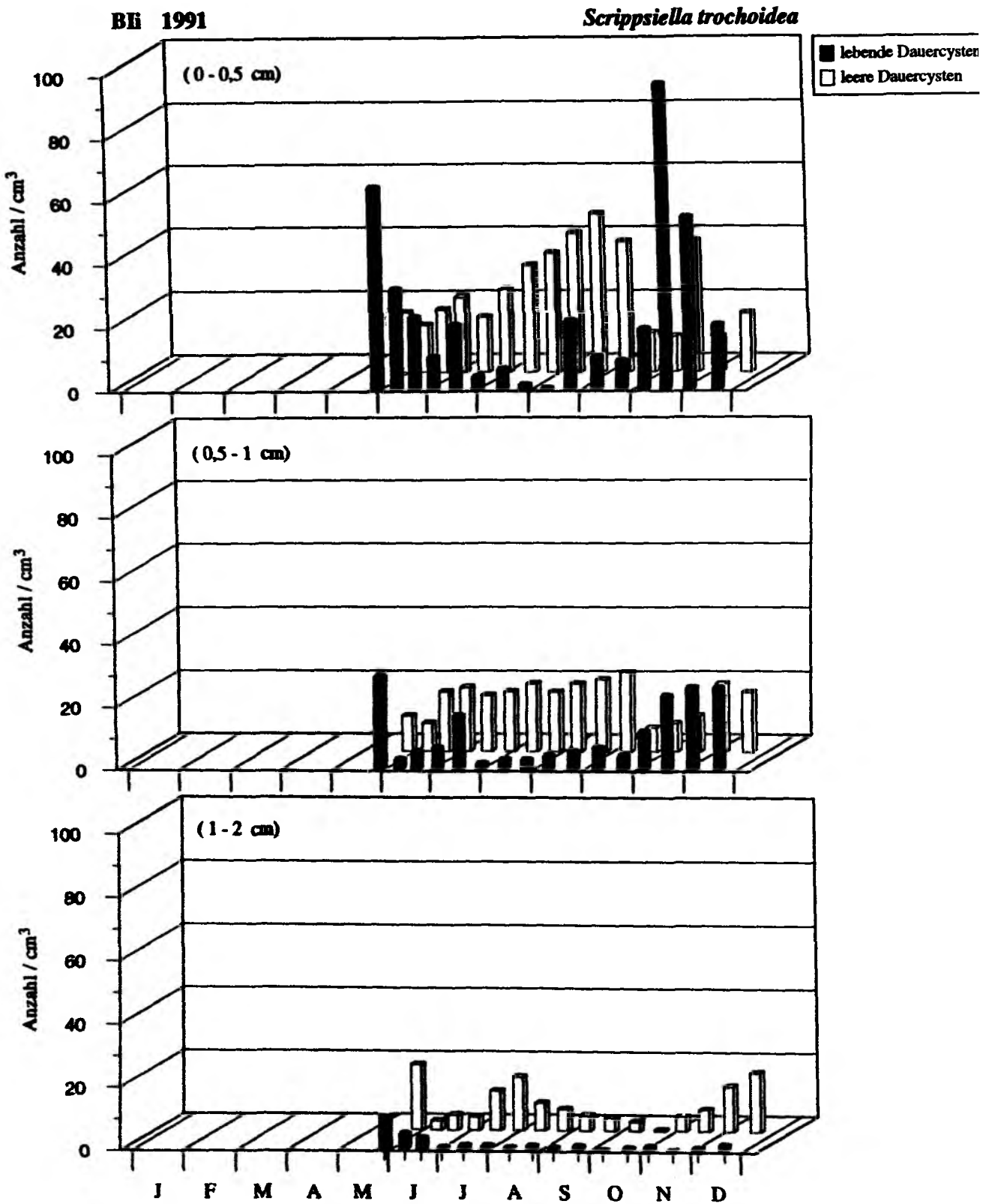


Abb. 6-10. Vertikale Verbreitung von lebenden und leeren Dauercysten des Dinoflagellaten *Scrippsiella trochoidea* in den obersten zwei Sedimentzentimetern im Jahr 1991 an Station Bli im Salzwasserbiotop des Beltringharder Kooges.

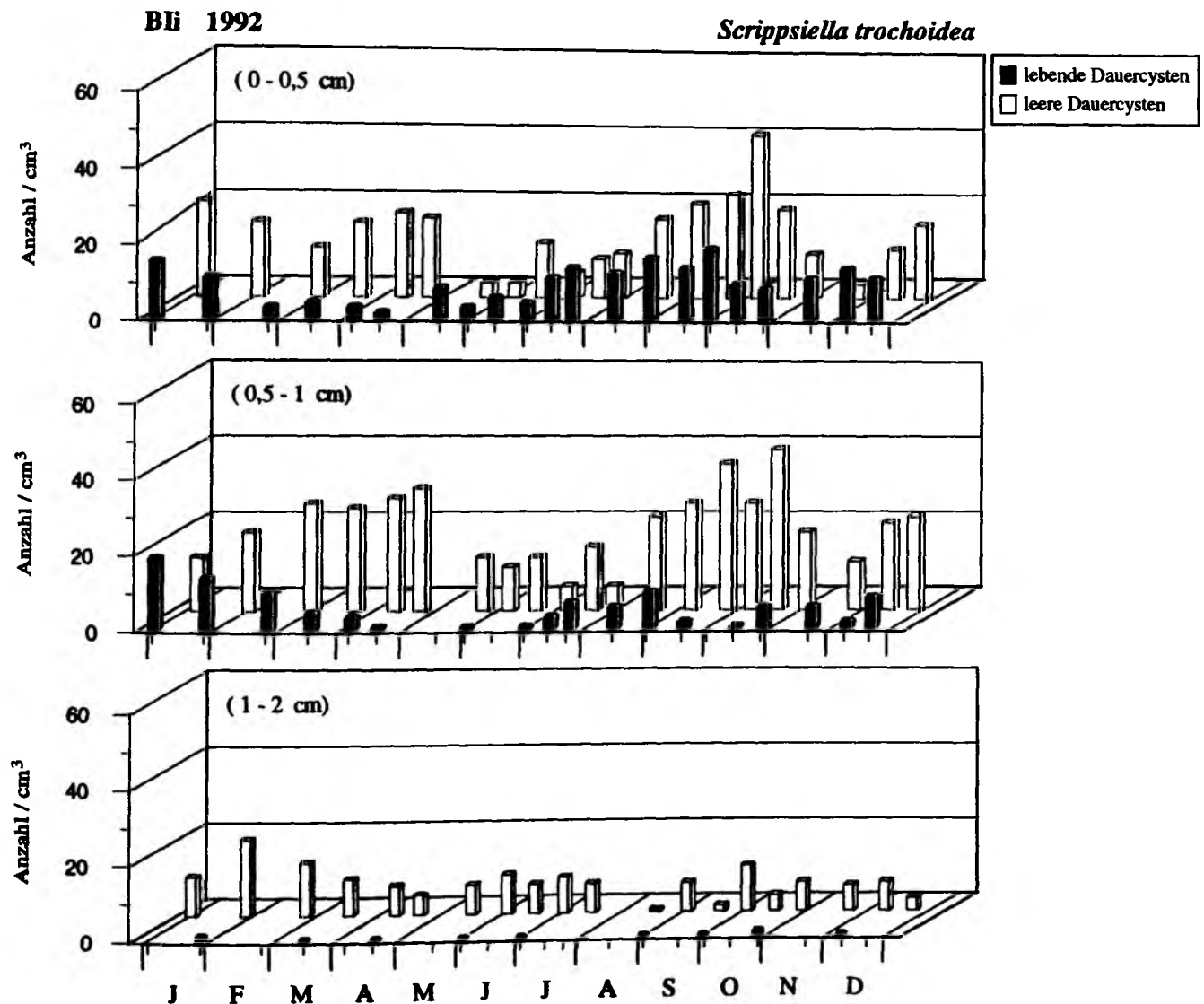


Abb. 6-11. Vertikale Verbreitung von lebenden und leeren Dauercysten des Dinoflagellaten *Scrippsiella trochoidea* in den obersten zwei Sedimentzentimetern im Jahr 1992 an Station Bli im Salzwasserbiotop des Beltringharder Kooges.

lebende bzw. 21 leere Cysten cm<sup>-3</sup>) in oberen Sedimenthorizont, unterscheiden sich ihre Veränderungen bis zum Herbst stark voneinander. Ist eine stetige Abnahme auf etwa 1 lebende Cyste cm<sup>-3</sup> bis Anfang Juli zu erkennen, die auf diesem niedrigen Abundanzniveau bis Ende des Jahres unverändert bleibt, zeigen die leeren Cysten einen entgegengesetzten Verlauf. Mitte November traten überraschend hohe Abundanzen (41 leere und 98 lebende Zellen cm<sup>-3</sup>) auf, die aber an den beiden nächsten Untersuchungsterminen nicht bestätigt wurden.

1992 war durch eine geringere Konzentration an lebenden Cysten von *S. trochoidea* gekennzeichnet (Abb. 6-11). Im jahreszeitlichen Auftreten zeigte *S. trochoidea* einen ähnlichen Verlauf wie an Station BIa. In den beiden oberen Horizonten nahm die Abundanz



## BIII 1991

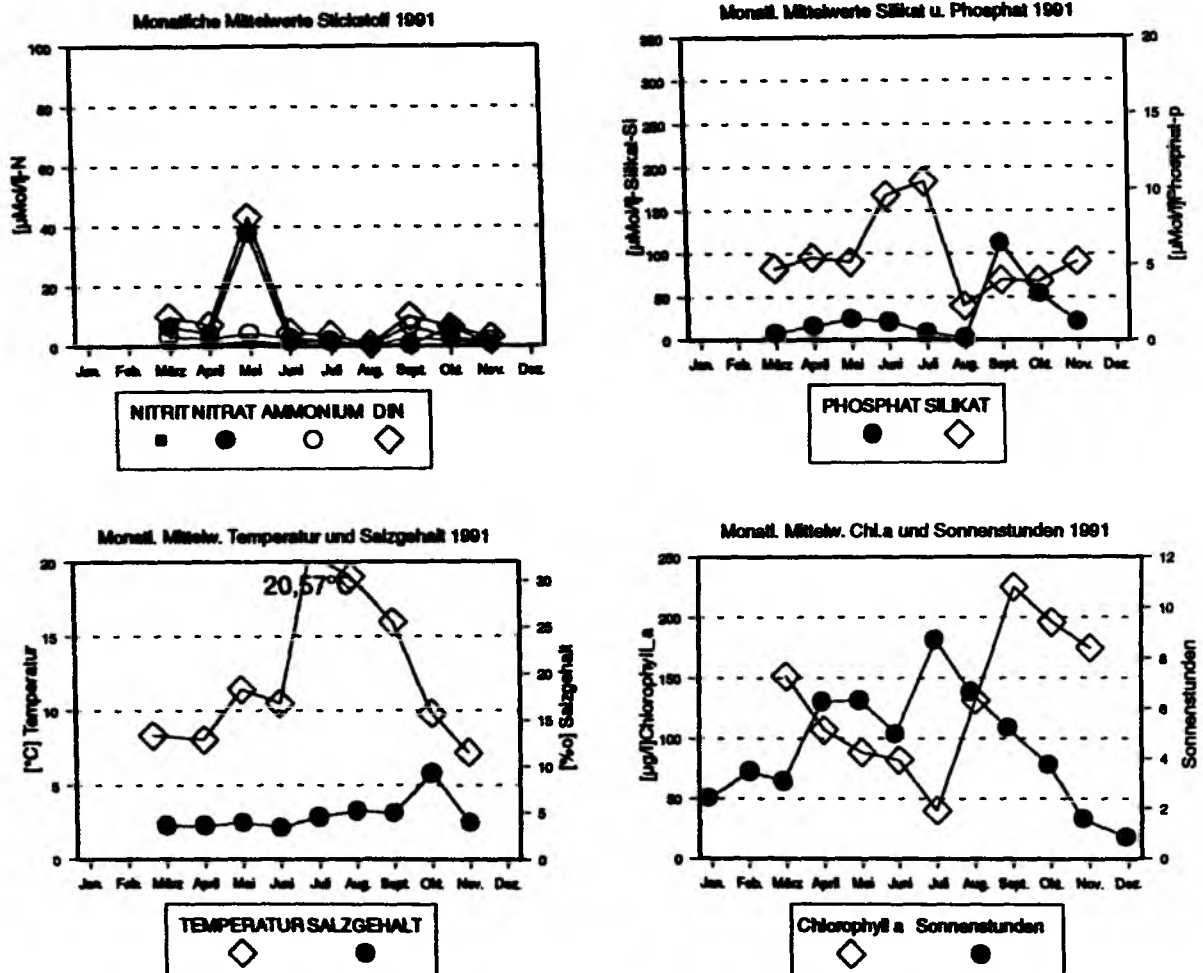


Abb. 6-12. Monatliche Mittelwerte der physikochemischen Parameter für das Jahr 1991 an Station BIII des Beltringharder Kooges.

an lebenden Cysten bis zum April stetig ab, um nachfolgend wieder leicht anzusteigen. Zum Herbst hin zeigten die leeren Cysten eine starke Erhöhung ihrer Abundanz.

#### 6.1.4 Phytoplankton-Sukzession

Die Jahresgänge der physikochemischen Meßwerte (Temperatur, Salinität), der anorganischen Nährstoffe und des Chlorophylls *a* der untersuchten Becken im Beltringharder Koog zeigen, daß die Becken sich im Jahresgang erheblich unterscheiden.

Im Einklang mit den geographisch/morphologischen Gegebenheiten bewegt sich der Salzgehalt in den stark durch Süßwassereinfluß gekennzeichneten nördlichen (Station BIII)

## BSP 1991

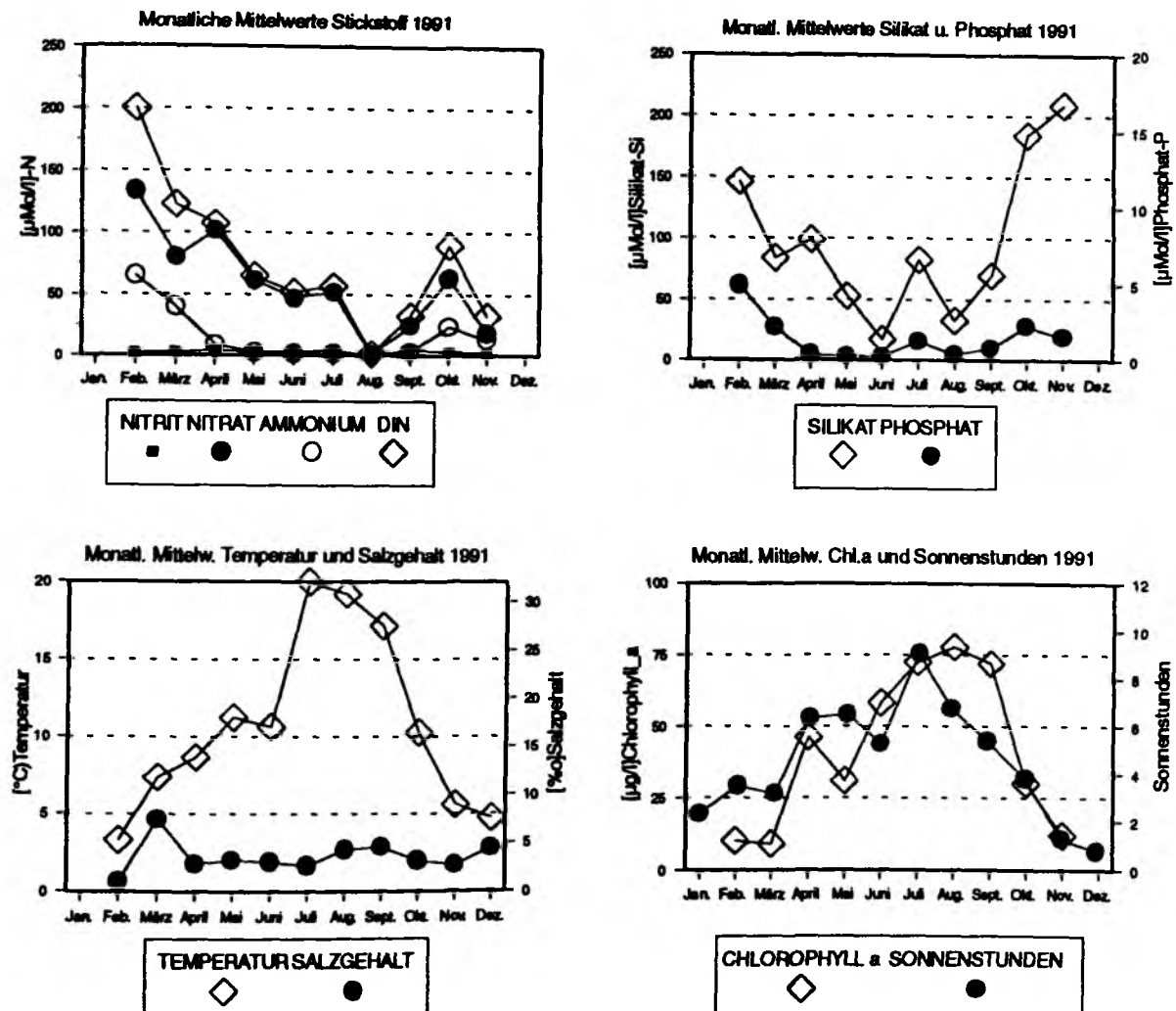


Abb. 6-13. Monatliche Mittelwerte der physikochemischen Parameter für das Jahr 1991 an Station BSP im Speicherbecken des Beltringharder Kooges.

und südlichen Becken (BSP) zwischen 1 und 6 PSU (Abb. 6-12 & 6-13). Im Salzwasserbiotop (Station BIa & BIi), das durch Sieltore im Austausch mit dem vorgelagerten Wattenmeer steht, schwankt der Salzgehalt zwischen 19 und knapp 32 PSU (Abb. 6-14 & 6-15). Der klimatisch bedingte ansteigende Trend in der Salinität zum Sommer hin ist in allen Becken existent, kann aber durch sporadischen, niederschlagsbedingten Süßwassereintrag, z.B. im Juni 1991 an Station BIi, unterbrochen werden.

An den Konzentrationen der anorganisch gelösten Nährstoffkomponenten N, P und Si tritt das hohe Eutrophierungspotential der untersuchten Becken deutlich hervor. Höchstwerte für anorganisch gelösten Stickstoff (DIN) liegen zwischen 42 µM (BIII, Mai 1991) und um 95 µM an Station BIa (Dezember 1992) sowie Station BIi (Januar und Dezember 1992) bis 200

## Bla 1992

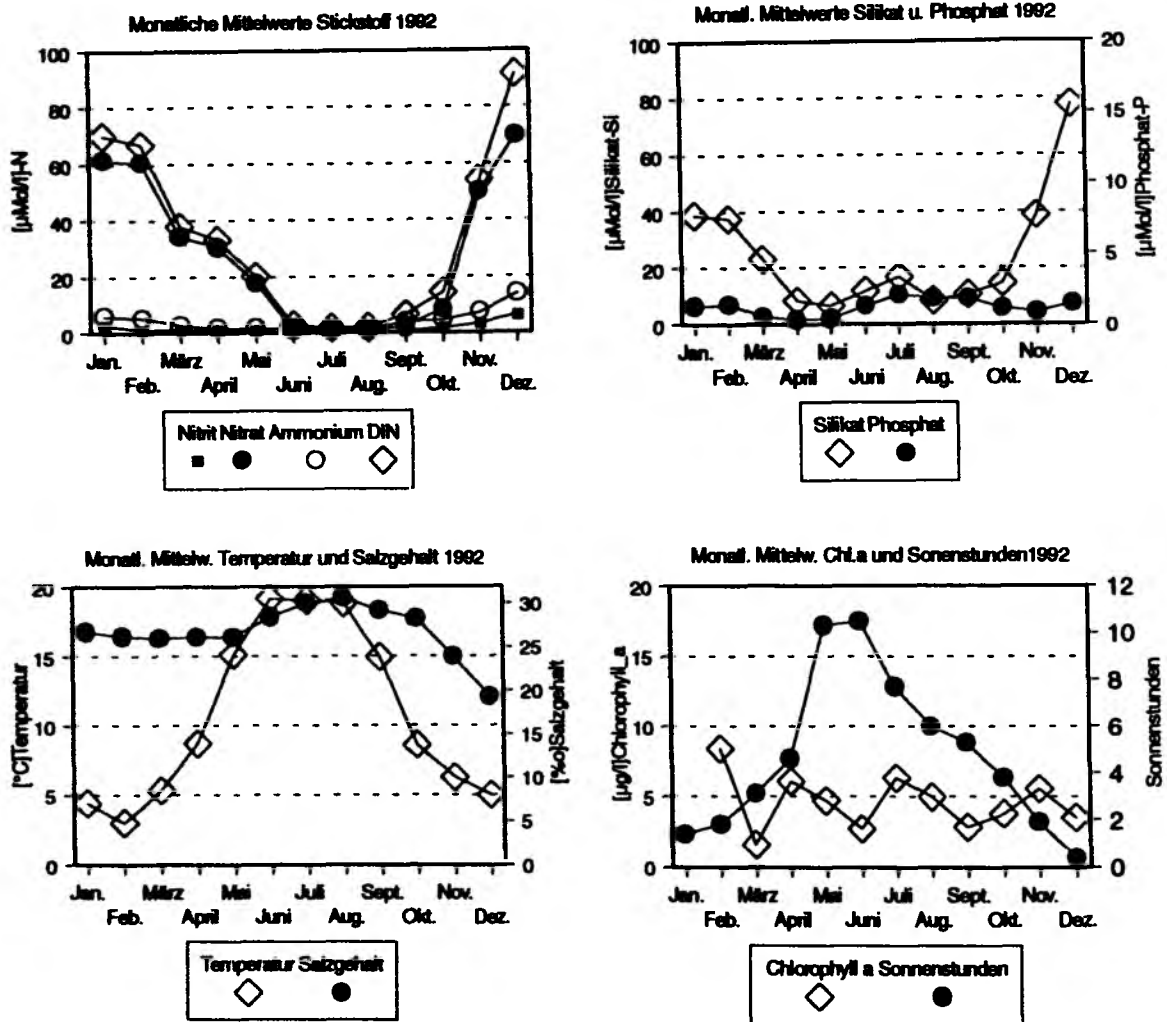


Abb. 6-14. Monatliche Mittelwerte der physikochemischen Parameter für das Jahr 1992 an Station Bla im Salzwasserbiotop des Beltringharder Kooges.

$\mu\text{M}$  an Station BSP im Februar 1991. Konzentrationen an Orthophosphat erreichen im Beltringharder Koog Werte von 3  $\mu\text{M}$  (BIa, Juli 1992) bis 7  $\mu\text{M}$  (BIII, September 1991). Silikat erreichte Maximalwerte von 77  $\mu\text{M}$  (BIa, Dezember 1992) bis 193  $\mu\text{M}$  (BIII, Juli 1991). Limitierende Nährsalzkonzentrationen, basierend auf den von van Bennekom et al. (1975), Paasche (1973) sowie Goering et al. (1973) ermittelten Grenzwerten, waren nur vereinzelt und nur für kurze Perioden gegeben. Dementsprechend treten sie in den monatlich gemittelten Nährsalzdaten nicht auf, sondern sind lediglich aus Einzelmeßwerten abzuleiten (s.u.). Allen Stationen gemeinsam ist die Abnahme der anorganisch gelösten Stickstoff- und Silikatkonzentrationen zum Sommer hin. Im Gegensatz hierzu ist in den drei Becken im Gang des Phosphats im Sommer ein Maximum zu verzeichnen. Sind für die Abnahme von

## Bli 1991 - 1992

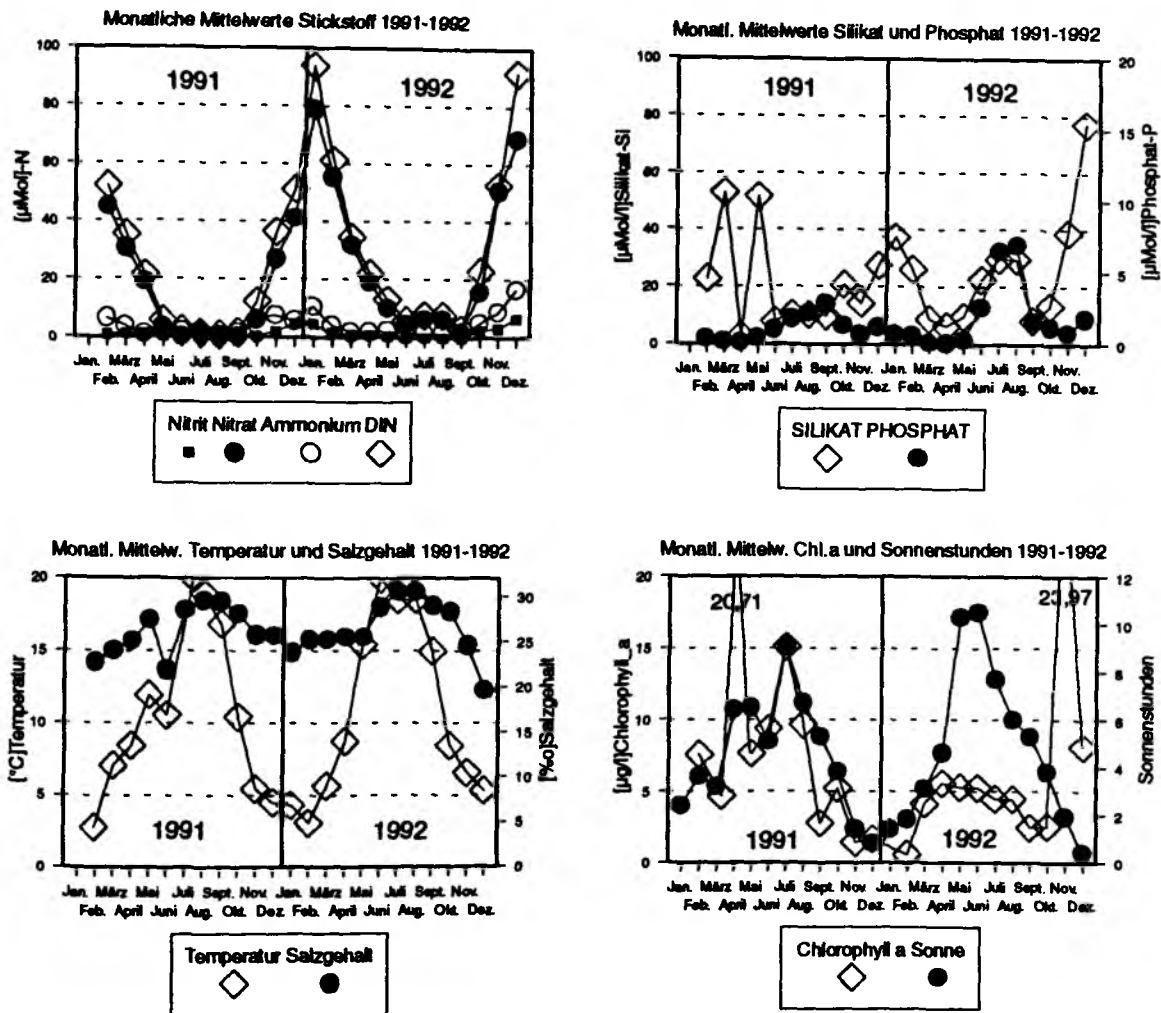


Abb. 6-15. Monatliche Mittelwerte der physikochemischen Parameter für die Jahre 1991 und 1992 an Station Bli im Salzwasserbiotop des Beltringharder Kooges.

N und Si vorwiegend ihre Partikulisierung im Zuge der anwachsenden Primärproduktion verantwortlich, könnte der Anstieg des Phosphats aus einer im wesentlichen temperatur-gesteuerten Freisetzung aus abgesunkener organischer Substanz bzw. durch Remobilisierung aus anorganischen Bindungsformen in anaeroben Sedimenten bestimmt sein (K. Hesse pers. Mitt.).

Das Planktonalgenwachstum, hier angezeigt durch den Chlorophyllgehalt als summarisches Äquivalent der Phytoplanktonmasse, liegt in den stark süßwasserbeeinflussten Becken (BIII & BSP) mit Maximalkonzentrationen von  $220 \mu\text{g Chl a dm}^{-3}$  bzw.  $205 \mu\text{g Chl a dm}^{-3}$  deutlich über den Werten für das Salzwasserbiotop (BIa,  $9 \mu\text{g Chl a dm}^{-3}$ ; Bli,  $24 \mu\text{g Chl a dm}^{-3}$ ). Diese im Frühling/Sommer scharf abgegrenzten Maxima sind als Folge sukzessiver Massenblüten einzelner Phytoplanktongemeinschaften zu interpretieren, wie im folgenden für

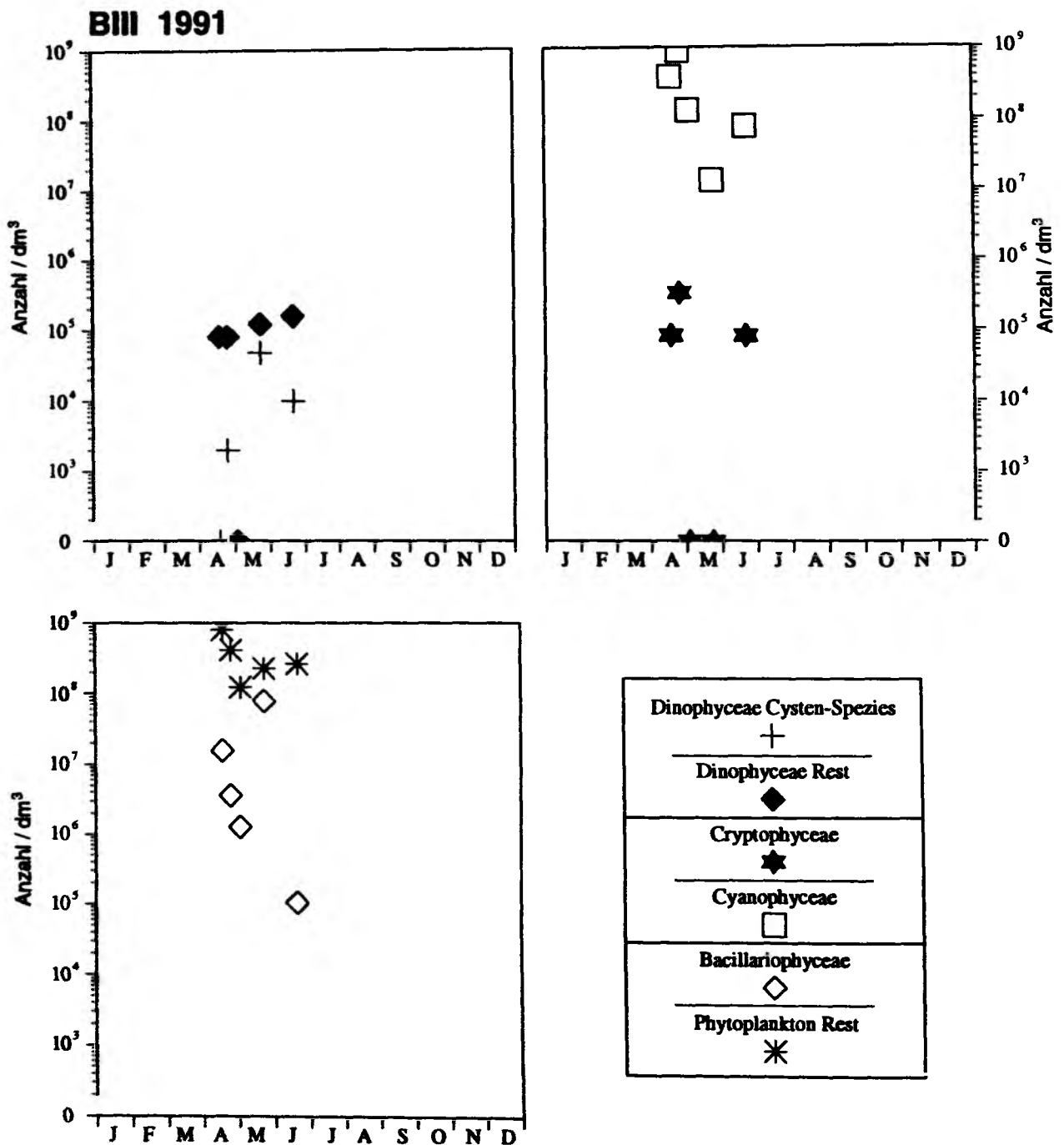


Abb. 6-16. Phytoplanktonentwicklung, aufgegliedert nach den wichtigsten Gruppen für das Jahr 1991 an Station Bill des Beltringharder Kooges.

die einzelnen Stationen im Beltringharderkoog unter besonderer Berücksichtigung von potentiell cystenbildenden Dinoflagellaten ausgeführt wird.

Leider konnte eine eindeutige Artidentifizierung bei den potentiell cystenbildenden Dinoflagellaten nicht in jedem Fall durchgeführt werden. Sie wurden entweder als konform oder auf Gattungsebene klassifiziert (J.C. Riedel-Lorjé pers. Mitt.).

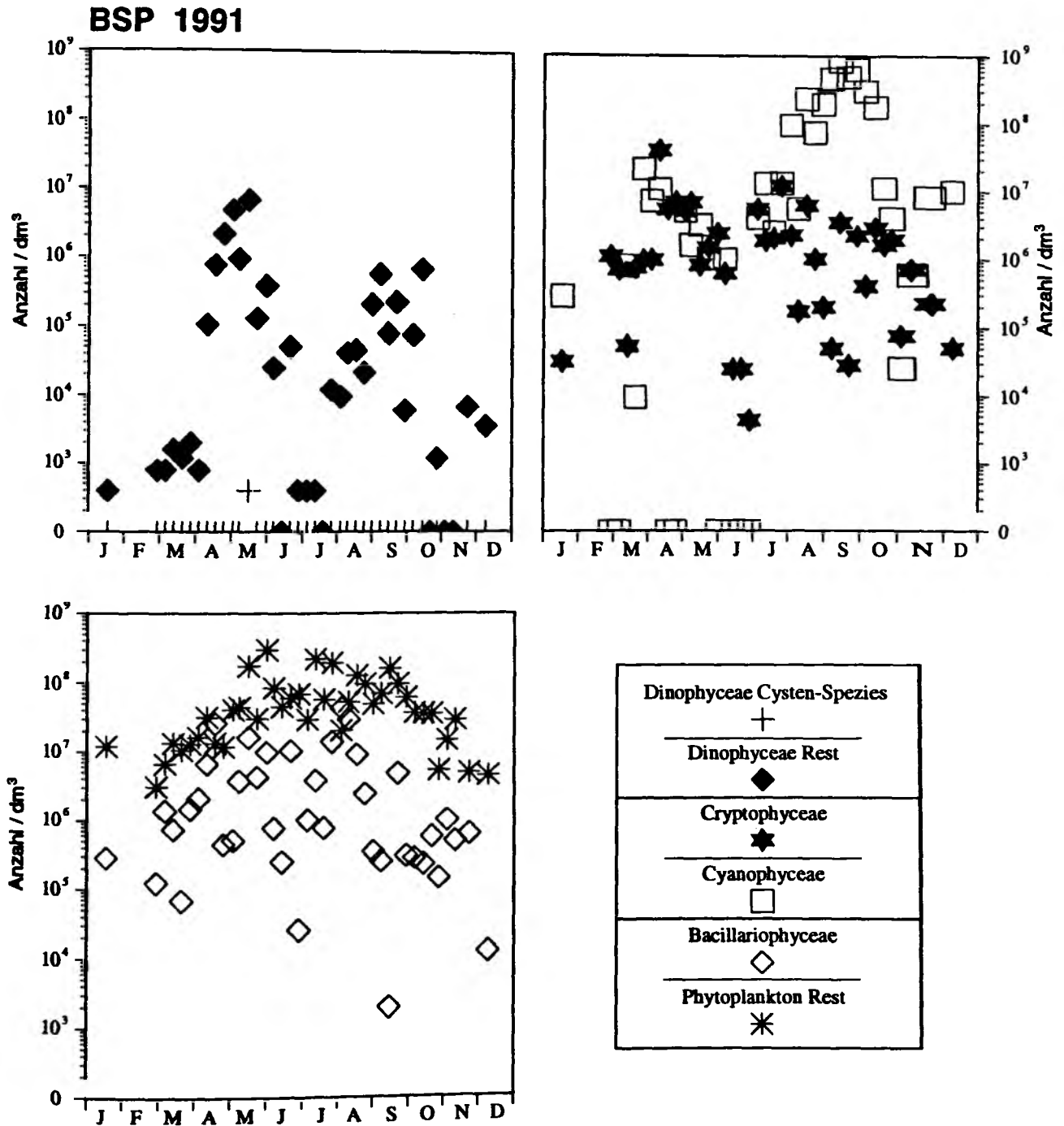


Abb. 6-17. Phytoplanktonentwicklung, aufgegliedert nach den wichtigsten Gruppen für das Jahr 1991 an Station BSP im Speicherbecken des Beltringharder Kooges.

**Becken BIII** (Abb. 6-16): An den fünf Untersuchungsterminen in 1991 schwankte die Individuenanzahl des Phytoplanktons zwischen  $2,5 \times 10^7$  und  $1,3 \times 10^9$  Ind.  $\text{dm}^{-3}$ , wobei vor allem Cyanophyceen der Gattungen *Gomphosphaerium* und *Lyngbia* und Grünalgen der Gattungen *Scenedesmus*, *Monoraphidium*, *Coelastrum*, *Oocystis* etc. am stärksten vertreten waren. Die Dinoflagellaten spielten mit maximal  $1,7 \times 10^6$  Zellen  $\text{dm}^{-3}$  eine untergeordnete

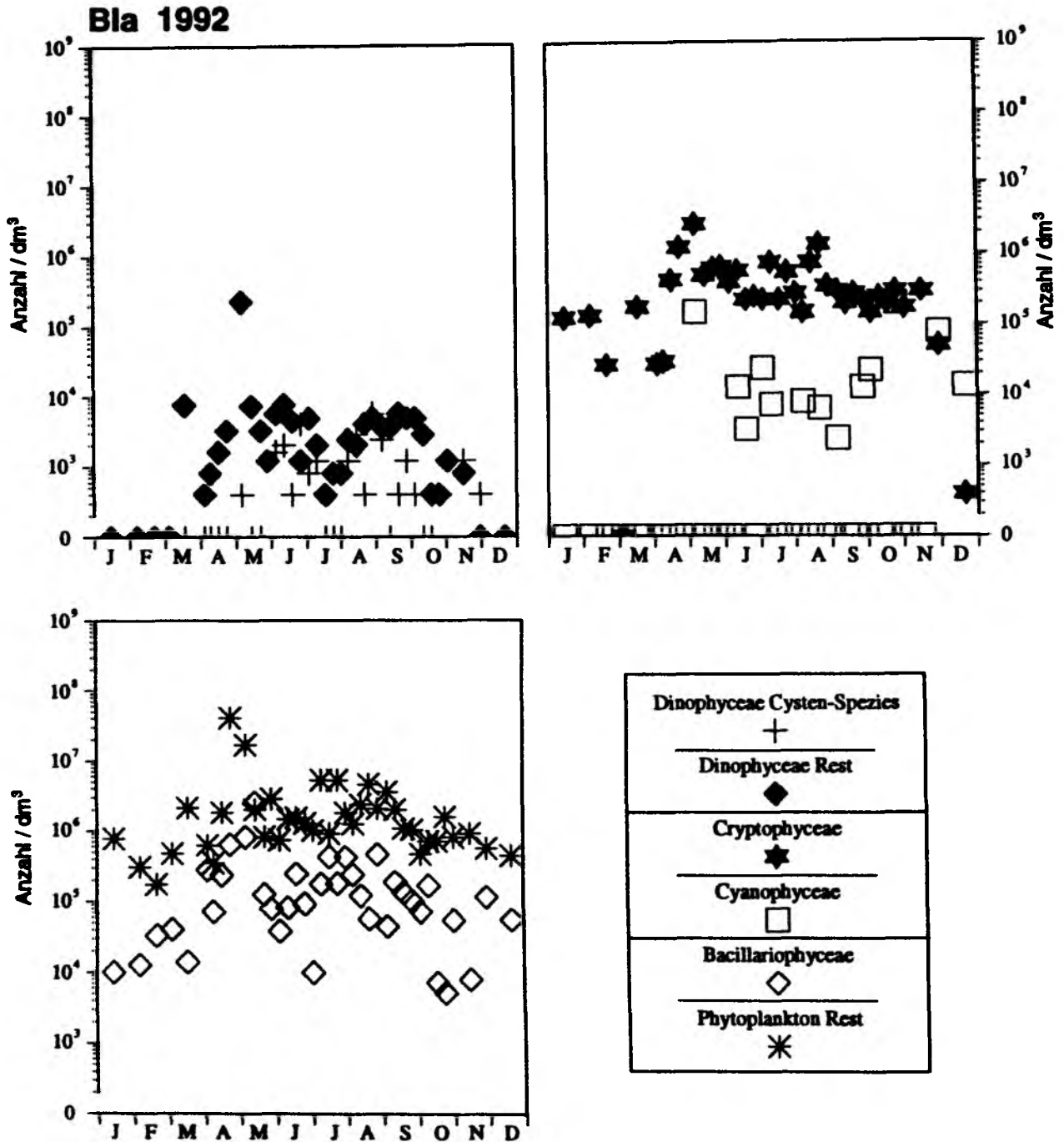


Abb. 6-18. Phytoplanktonentwicklung, aufgegliedert nach den wichtigsten Gruppen für das Jahr 1992 an Station Bla im Salzwasserbiotop des Beltringharder Kooges.

Rolle. Obwohl keine Dauercysten im Sediment nachgewiesen werden konnten (vgl. Kap. 6.1.1), waren potentiell cystenbildende Arten (cf. *Diplopsalis* sp. und cf. *Scrippsiella* sp.) im Mai mit  $4,8 \times 10^4$  Zellen  $\text{dm}^{-3}$  im Plankton vertreten.

Becken BSP (Abb. 6-17): Nach einem Bestandsminimum des Phytoplanktons im Februar

## Bli 1991

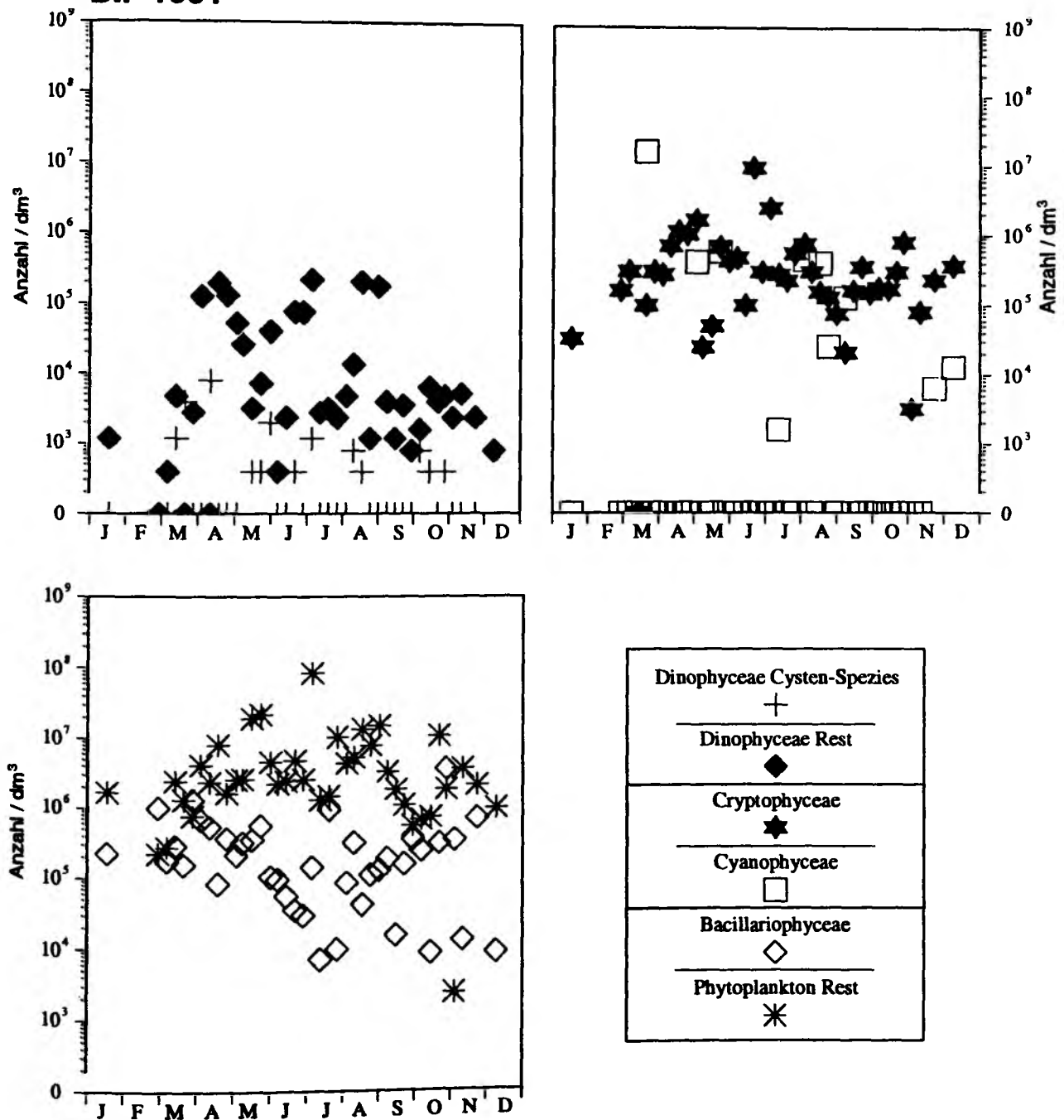


Abb. 6-19. Phytoplanktonentwicklung, aufgegliedert nach den wichtigsten Gruppen für das Jahr 1991 an Station Bli im Salzwasserbiotop des Beltringharder Kooges.

1991 von  $4,4 \times 10^6$  Zellen  $\text{dm}^{-3}$  erhöhte sich die Abundanz - einhergehend mit dem Lichtangebot und der Temperatur des Jahresganges - auf maximal  $1,3 \times 10^9$  Zellen  $\text{dm}^{-3}$  im September. Cyanophyceen stellten vor allem mit *Gomphosphaeria aponina* fast 70 % Anteil an der Phytoplanktongemeinschaft. Die Dinoflagellaten sind mit wenigen Ausnahmen im Sommer bzw. Herbst über das gesamte Jahr im Plankton vertreten und erreichen durch eine



Blüte von *Amphidinium operculatum* und einer unbestimmten *Amphidinium* Art im Mai Konzentrationen bis zu  $6,6 \times 10^6$  Zellen  $\text{dm}^{-3}$ . Cystenbildende Dinoflagellaten sind nur im Mai einmalig mit 400 Zellen  $\text{dm}^{-3}$  nachzuweisen gewesen. Auch hier handelte es sich um einen unidentifizierten Vertreter aus der *Diplopsalis* Gruppe.

**Salzwasserbiotop BIa** (Abb. 6-18): Von einem Abundanzminimum im Februar 1992 ( $2,4 \times 10^5$  Zellen  $\text{dm}^{-3}$ ) erhöhte sich die Phytoplanktonmenge innerhalb von zwei Monaten auf ihren Maximalwert von  $43 \times 10^7$  Zellen  $\text{dm}^{-3}$ . Der folgende Rückgang der Phytoplanktonentwicklung zum Sommer hin ging mit Stickstoffmangel (Minimalwerte um  $0,8 \mu\text{M}$  DIN) einher. Die Artenzusammensetzung mit den Diatomeen *Odontella sinensis* und *Rhizosolenia setigera* sowie *Phaeocystis*, *Noctiluca* und verschiedenen Dinoflagellaten, aber auch die Abundanz des Phytoplanktons ähnelten sehr den Verhältnissen im vorgelagerten Wattenmeer (K. Hesse pers. Mitt.). Zu fast jedem Probennahmetermin im Sommerhalbjahr konnten auch potentiell cystenbildende Dinoflagellaten festgestellt werden. Neben Vertretern aus der *Diplopsalis*-Gruppe und aus der *Scrippsiella*-Gruppe fanden sich auch *Gonyaulax* cf. *spinifera*, *Protoperidinium* cf. *claudicans* und *P.* cf. *punctulatum*. Sie erreichten aber mit maximal 5600 Zellen  $\text{dm}^{-3}$  keine hohen Bestandsdichten.

**Salzwasserbiotop BII** (Abb. 6-19 & 6-20): Das jahreszeitliche Auftreten von Planktongruppen und ihre jeweilige Entwicklung waren 1991 (Abb. 6-19) und 1992 (Abb. 6-20) sehr ähnlich, jedoch war die Besiedlung 1991 mit einer Maximalkonzentration von  $8,7 \times 10^7$  Zellen  $\text{dm}^{-3}$  im Juli um den Faktor 5 höher als in 1992. Verantwortlich hierfür war eine vom Wattenmeer her eingespülte *Phaeocystis* Blüte mit 1700 großen Kolonien  $\text{dm}^{-3}$ , die sich hier aber nicht etablieren konnte, sondern abstarb und sedimentierte. Bei der gleichzeitigen Sedimentbeprobung des südlichen Baggerlochs (BIs) wurde eine 3 cm hohe Fluffschrift festgestellt, die aus 7754 *Phaeocystis*-Kolonien  $\text{cm}^{-2}$  bestand. Im nördlichen Baggerloch (BIN) betrug die Höhe der Fluffschrift 1 cm, und es wurden 1867 *Phaeocystis*-Kolonien  $\text{cm}^{-2}$  gezählt. Rechnet man diesen Einzelfall als Ausnahme, zeigten beide Jahre auch in der Abundanz eine ähnlich starke Besiedlung und hatten mit  $3,6 \times 10^5$  Zellen  $\text{dm}^{-3}$  im Oktober 1991 und  $4,7 \times 10^5$  Zellen  $\text{dm}^{-3}$  im April 1992 ihre Minimalkonzentrationen.

Im Laufe der jahreszeitlichen Entwicklung 1991 war im April ein deutlicher Einbruch der Siliziumkonzentrationen auf wachstumsbegrenzende Werte von  $1,5 \mu\text{M}$  Si zu verzeichnen, was einen raschen Zusammenbruch der Diatomeenentwicklung zur Folge hatte. In den nächsten Wochen folgte eine kleinere Blüte nicht verkieselter Formen (*Mesodinium rubrum*

## Bli 1992

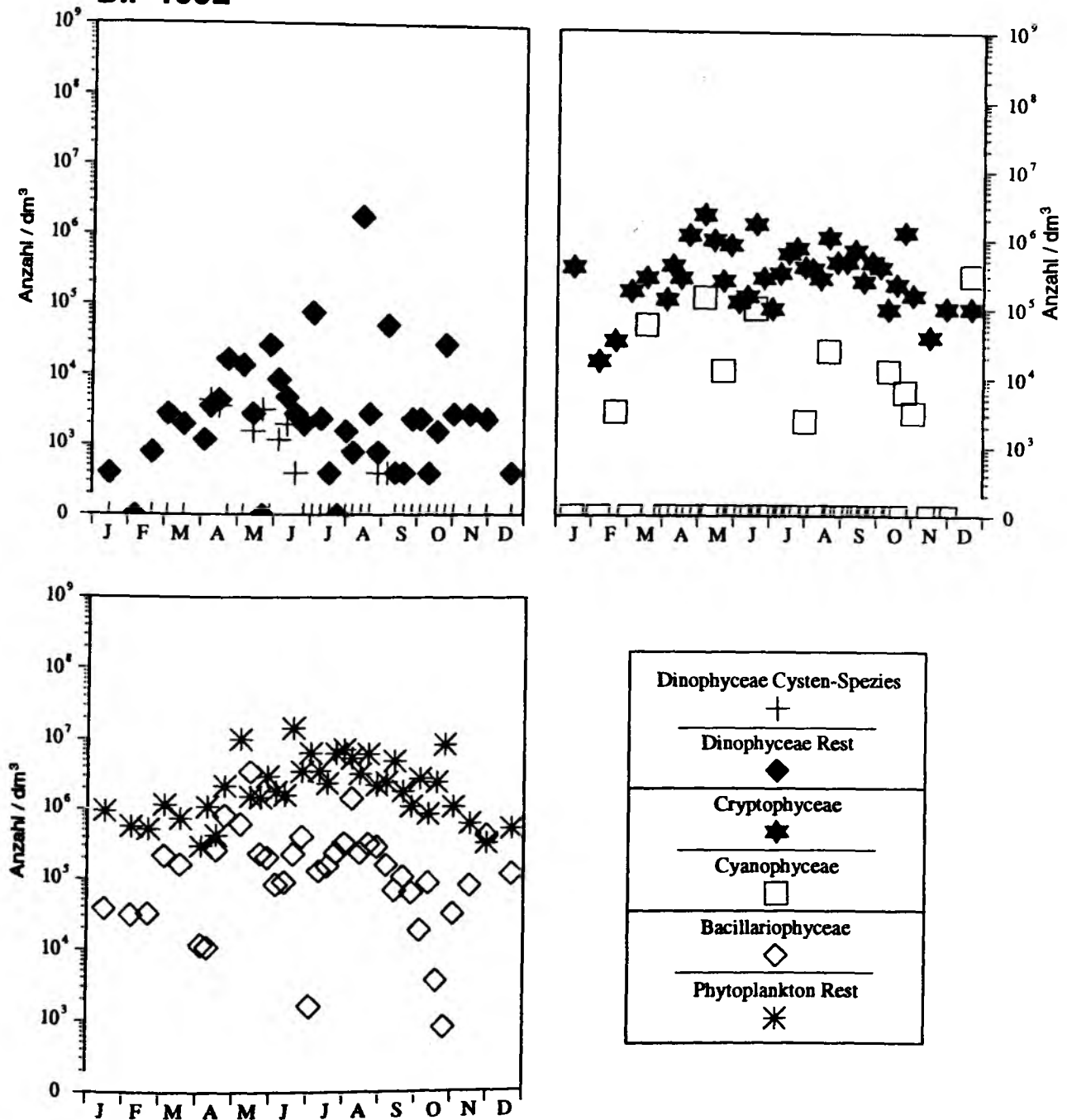


Abb. 6-20. Phytoplanktonentwicklung, aufgegliedert nach den wichtigsten Gruppen für das Jahr 1992 an Station Bli im Salzwasserbiotop des Beltringharder Kooges.

und Flagellaten) bis zum Juli, die den Stickstoffüberhang bis auf Minimalwerte von  $0,6 \mu\text{M}$  DIN aufzehre. Nach der vorwiegend lichtlimitierten Herbst- und Winterphase entwickelte sich im Frühjahr wieder eine Diatomeenblüte, die erneut durch Silikatmangel im April zusammenbrach, sich kurz danach aber wieder erholen konnte. Im September nahm die Konzentration an Silikat erneut auf wachstumsbegrenzende Werte ab, und im Oktober

wurden die niedrigsten Diatomeenabundanzen während des Untersuchungszeitraumes gemessen. Obwohl im Herbst Lichtmangel einen weiteren wichtigen wachstumsbegrenzenden Faktor für die Diatomeen darstellt, konnten verschiedene pennate Diatomeenarten und *Odontella aurita* im November erneut für kurze Zeit eine kleine Blüte ausbilden.

Die Dinoflagellaten zeigten im Gegensatz zur Station Bla eine höhere und fast über das ganze Jahr reichende Besiedlung mit einer Maximalkonzentration einer kleinen unbestimmten Art im August 1992 von  $1,8 \times 10^6$  Zellen  $\text{dm}^{-3}$ . Die Nachweise von potentiell cystenbildenden Dinoflagellaten waren seltener als auf Station Bla, aber mit Vertretern aus der *Scrippsiella* Gruppe und aus der *Diplopsalis* Gruppe sowie *Gonyaulax cf. spinifera*, *Polykrikos cf. kofoidii*, *Prorocentrum lima*, *Protoperidinium minutum* und *P. cf. punctulatum* artenreicher und mit maximal 26.600 Zellen  $\text{dm}^{-3}$  im Mai 1991 um den Faktor 5 höher.

## 6.2 Speicherkoog Dithmarschen

Die Stationen im Speicherkoog Dithmarschen wurden nach ihren spezifischen Salinitätsunterschieden ausgesucht. Tabelle 6-5 gibt eine Übersicht über die Salinitäts- und Sedimentcharakteristika der 3 Stationen.

Tab. 6-5. Salinitäts- und Sedimentcharakteristika der Stationen im Speicherkoog Dithmarschen (n.D. = keine Untersuchung durchgeführt).

Speicherkoog Dithmarschen				
Station	Wassersäule		Sediment	
	Salinität (PSU)		Typus	organischer Gehalt (%)
	Minimum	Maximum		
DH	6,7	29,0	Schlack	6,8-11,6
DSP	1,0	26,1	schlickiger Sand	1,1-2,9
DIII	5,7	25,2	Feinsand	0,2-0,6

### 6.2.1 Arteninventar

Im Sediment des Speicherkooges Dithmarschen wurden für den Hafenbereich 17 bzw. für die inneren Becken 7 Dauercysten-Arten eindeutig identifiziert (Tab. 6-6). Darüber hinaus

wurden 5 unbekannte Cystentypen nachgewiesen (Dinocyste indet. Typ. A,B,D,I & J im Appendix 2). Im Hafenbecken traten auch die Arten *Gonyaulax polyedra* und *Scrippsiella lachrymosa* auf, deren Motilstadien für die Deutsche Bucht bisher nicht beobachtet wurden. Leere Cysten von *S. trifida* wurden im großen Speicherbecken gefunden. Alle vorgefundenen Cysten entsprachen morphologisch den Vertretern in der Nordsee angetroffener Formen. Zusätzlich wurden u.a. die in deutschen Küstengewässern weitverbreiteten Dauerstadien Röhrenstatoplast und Sternhaarstatoplast als leere Zellen nachgewiesen.

Tab. 6-6. Vorkommen von lebenden (◆) und leeren (◇) Dinoflagellaten-Dauercysten sowie ausgewählten unbekannten Dauerstadien an den Stationen im Speicherkoog Dithmarschen (\* = erfolgreich zur Keimung gebracht; vgl. Kap. 8.1).

Speicherkoog Dithmarschen				
	DH		DSP	DIII
<i>Gonyaulax digitalis</i>	◆			
<i>Gonyaulax polyedra</i>	◆	◇		◇
<i>Gonyaulax spinifera</i> Gruppe	◆	◇		◇
<i>Oblea rotunda</i> *	◆	◇	◆	
<i>Peridinium dalei</i> *	◆	◇		◇
<i>Polykrikos koifoidii</i>	◆	◇		
<i>Polykrikos schwartzii</i> *	◆	◇		◇
<i>Protoceratium reticulatum</i> *	◆	◇	◆	◇
<i>Protoperidinium conicoides</i>	◆	◇	◆	◇
<i>Protoperidinium conicum</i> *	◆	◇		◇
<i>Protoperidinium denticulatum</i>	◆	◇	◆	◇
<i>Protoperidinium leonis</i>	◆	◇		◇
<i>Protoperidinium minutum</i>				◇
<i>Protoperidinium oblongum</i> *	◆	◇		◇
<i>Protoperidinium punctulatum</i>	◆	◇	◆	◇
<i>Protoperidinium</i> spp.	◆	◇	◆	◇
<i>Scrippsiella lachrymosa</i> *	◆	◇	◆	◇
<i>Scrippsiella trifida</i>				◇
<i>Scrippsiella trochoidea</i> *	◆	◇	◆	◇
<i>Zygabikodinium lenticulatum</i> *	◆	◇		
Dinocyste indet.	◆	◇	◆	◇
Röhrenstatoplast		◇		◇
Sternhaarstatoplast		◇		◇

Das Hafenbecken (DH) steht in direkter Verbindung mit dem vorgelagerten Wattenmeer. Diese Verhältnisse spiegeln sich auch im Auftreten der Dauercysten wider. So traten die im Bereich des nordfriesischen Wattenmeeres nachgewiesenen Cystenformen (vgl. Kap. 4.1)

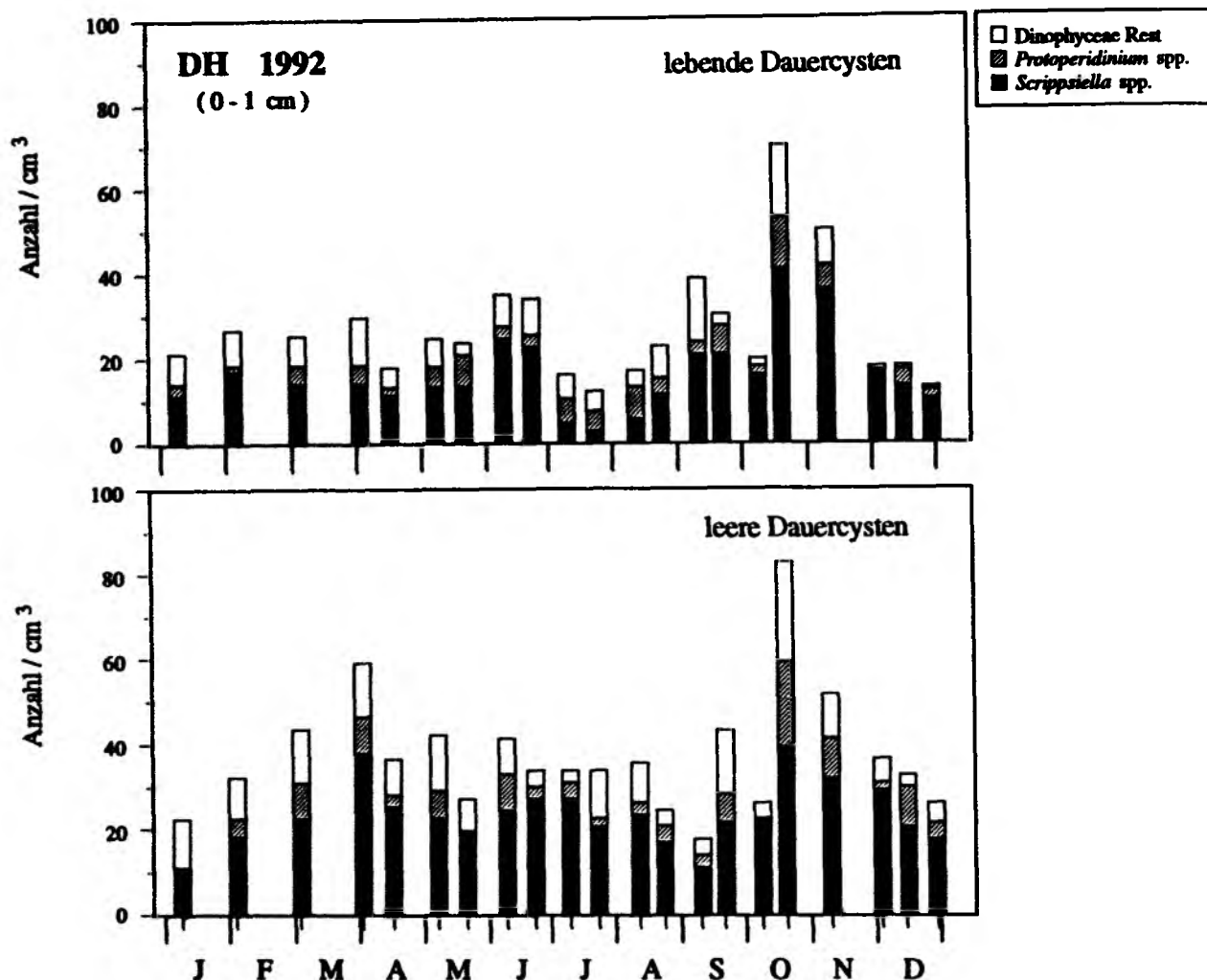


Abb. 6-21. Verbreitung von lebenden und leeren Dinoflagellaten-Dauercysten im obersten Sediment-zentimeter im Jahr 1992 an Station DH im Hafenbecken des Speicherkoog Dithmarschen.

auch hier auf. Mit Ausnahme von *Gonyaulax digitalis* kamen alle Arten als lebende Cyste und auch als Leerstadium vor. Für *G. spinifera* konnten die im paläontologischen Taxon als *Spiniferites elongatus* und *S. mirabilis* bezeichneten morphologischen Varianten nachgewiesen werden.

Im Salzwasserbiotop (DIII) wurden während des gesamten Untersuchungszeitraumes keine Dauercysten gefunden.

Im Speicherbecken (DSP) des Dithmarscher Speicherkooges waren Dauercysten weitverbreitet, die Population jedoch zeigte im Vergleich zum Beltringharder Koog und vor allem zum Hafenbecken eine geringere Diversität. Für *Oblea rotunda* konnten nur lebende Cysten nachgewiesen werden. Insgesamt waren nur etwa 40 % der vorgefundenen Arten als lebende und leere Cyste vertreten, der Rest nur als leere Cyste vorhanden (Tab. 6-6).

### 6.2.2 Vertikale Verbreitung im Hafen- und Speicherbecken

Aus der quantitativen Cystenanalyse ergaben sich die in Tabelle 6-7 zusammengefaßten Abundanzen für lebende und leere Cysten, aufgegliedert in Stationen und Sedimenthorizonte.

Tab. 6-7. Variationsbreite und Mittelwert der Gesamtabundanz von lebenden (◆) und leeren (◇) Dauercysten in verschiedenen Sedimenthorizonten während des gesamten Untersuchungszeitraumes an den Stationen im Speicherkoog Dithmarschen (Angaben in  $\text{cm}^{-3}$ ; n.D. = keine Untersuchung durchgeführt).

Speicherkoog Dithmarschen								
	Horizonte							
	0-0,5 cm		0,5-1 cm		1-2 cm		2-3 cm	
Stationen	von-bis	Ø	von-bis	Ø	von-bis	Ø	von-bis	Ø
DH ◆	11,3-120,5	35,7	5,7-67,8	21,2	0,0-70,6	24,8	19,8	
◇	9,4-113,0	29,8	17,0-76,3	43,7	28,3-161,0	90,9	87,6	
DSP ◆	3,8-41,0	15,6	0,0-17,0	4,6	0,0-1,9	0,3	n.D.	
◇	5,7-65,0	21,3	0,0-50,9	17,3	0,0-26,4	6,9	n.D.	

Für das Verteilungsmuster der Cysten an den beiden Stationen im Speicherkoog Dithmarschen ergeben sich folgende Charakteristika:

#### Hafenbecken DH:

- Lebende Cysten finden sich hauptsächlich im obersten halben Sedimentzentimeter.
- Das Verhältnis von lebenden zu leeren Cysten nur im obersten Sedimenthorizont  $>1$ , sonst  $<1$ .
- Es erfolgt eine Zunahme an leeren Cysten mit der Sedimenttiefe.

#### Speicherbecken DSP:

- Lebende und leere Cysten finden sich hauptsächlich im obersten halben Sedimentzentimeter.
- Das Verhältnis von lebenden zu leeren Cysten ist in allen Sedimenthorizonten  $<1$ .
- Eine Abnahme an lebenden und leeren Cysten ist mit der Sedimenttiefe zu beobachten.

Vergleichend läßt sich feststellen, daß das Hafenbecken insgesamt eine stärkere Besiedlung an lebenden und vor allem an leeren Cysten zeigt als das Speicherbecken. Zusätzlich ist das Cystenvorkommen im Speicherbecken hauptsächlich oberflächennah konzentriert, während das Sediment im Hafen über die gesamte untersuchte Tiefe besiedelt ist.

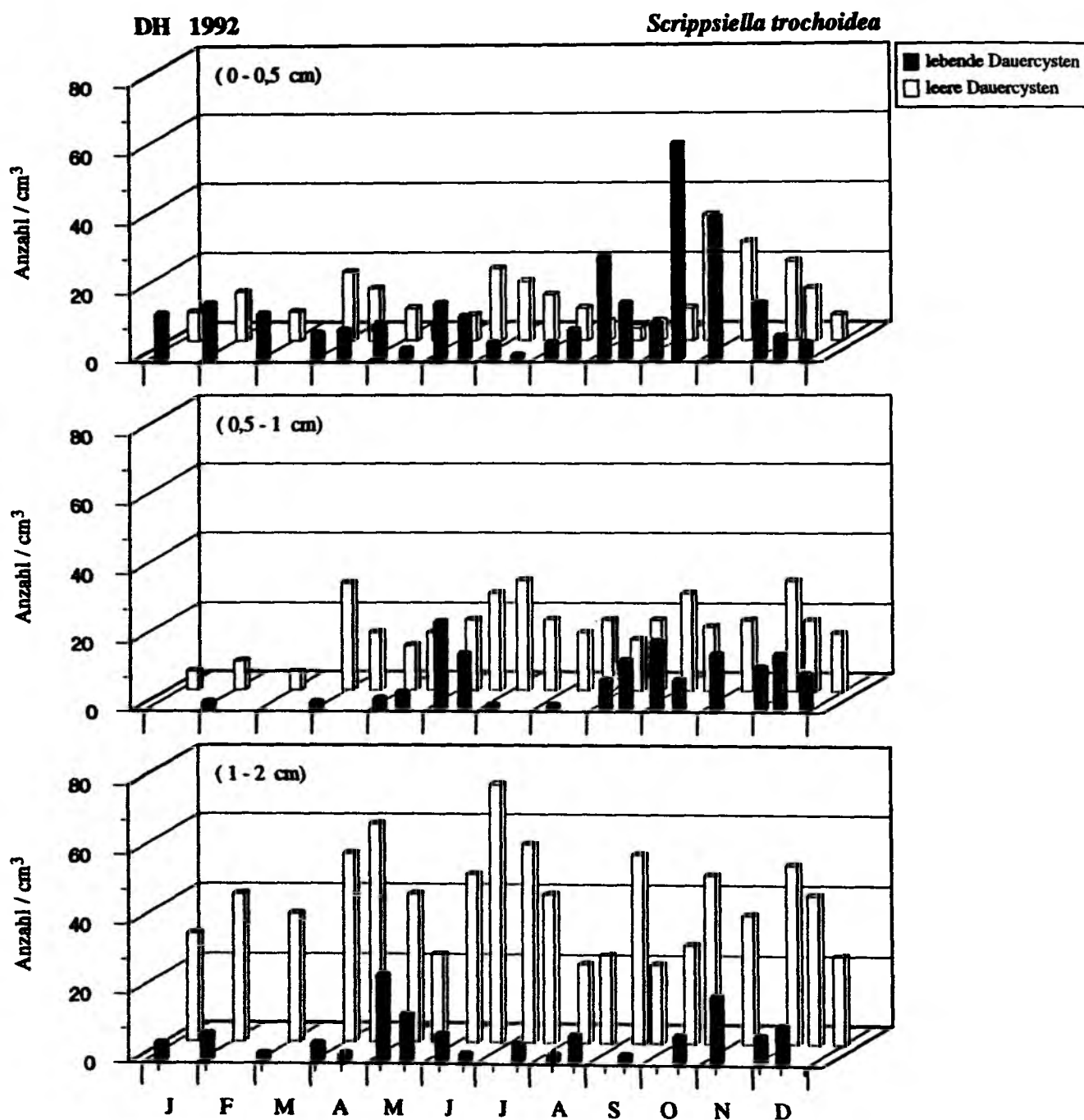


Abb. 6-22. Vertikale Verbreitung von lebenden und leeren Dauercysten des Dinoflagellaten *Scrippsiella trochoidea* in den obersten zwei Sedimentzentimetern im Jahr 1992 an Station DH im Hafenbecken des Speicherkoog Dithmarschen.

### 6.2.3 Jahreszeitliche Verbreitung im Hafen- und Speicherbecken

Die jahreszeitliche Verbreitung von lebenden und leeren Dauercysten in den obersten Sedimentzentimetern der Stationen im Dithmarscher Speicherkoog läßt sich folgendermaßen

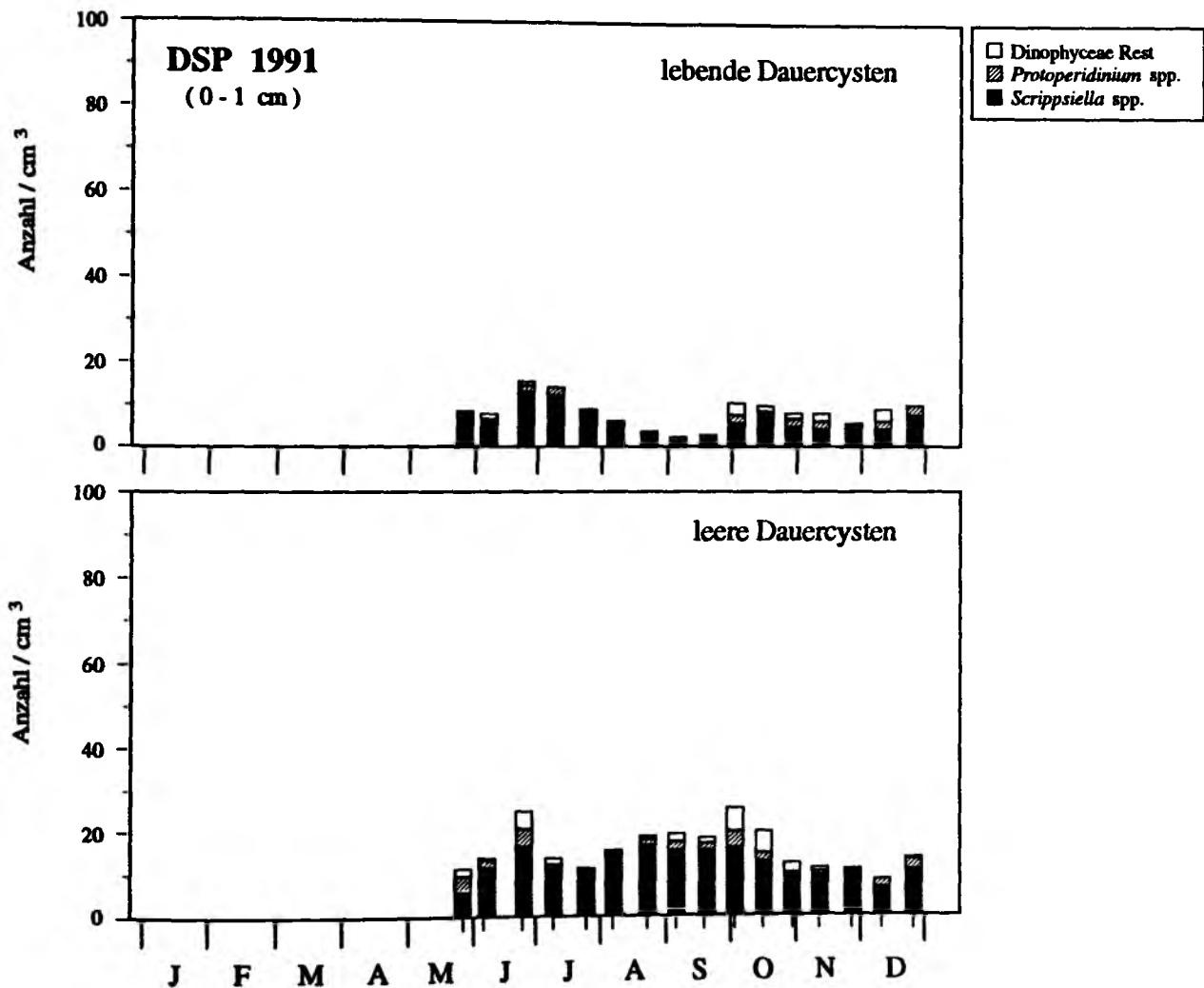


Abb. 6-23. Verbreitung von lebenden und leeren Dinoflagellaten-Dauercysten im obersten Sedimentzentimeter im Jahr 1991 an Station DSP im Speicherbecken des Speicherkoog Dithmarschen.

charakterisieren:

#### Hafenbecken DH:

- Es erfolgt eine leichte Zunahme lebender und starke Zunahme leerer Cysten vom Winter zum Sommer.
- Eine starke Erhöhung an lebenden und leeren Cysten findet im Spätsommer/Herbst statt.

#### Speicherbecken DSP:

- Es tritt eine gleichbleibend geringe Besiedlung an lebenden und leeren Cysten vom Winter zum Sommer auf.
- Eine Erhöhung an lebenden und leeren Cysten findet im Sommer und im Herbst statt.



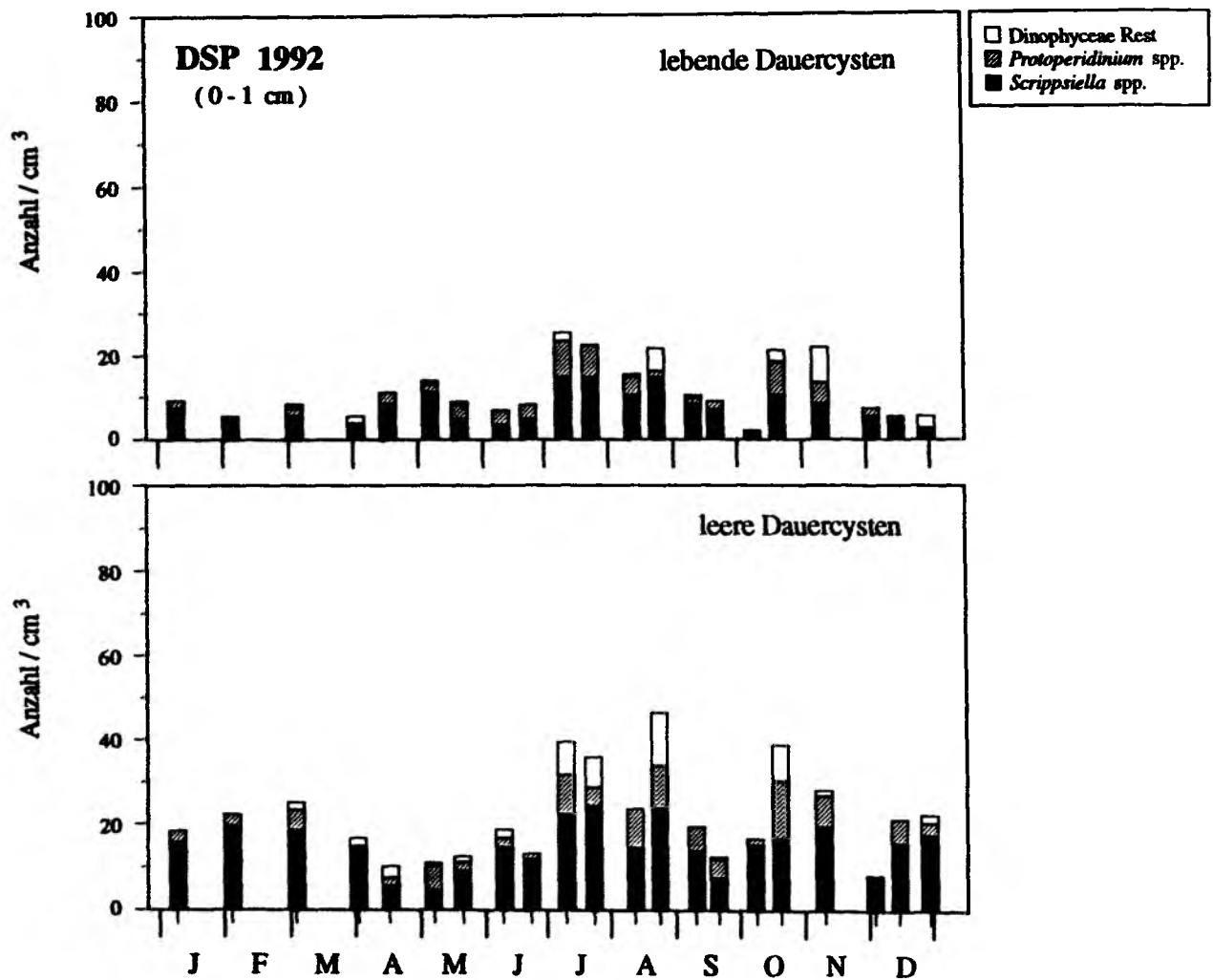


Abb. 6-24. Verbreitung von lebenden und leeren Dinoflagellaten-Dauercysten im obersten Sediment-zentimeter im Jahr 1992 an Station DSP im Speicherbecken des Speicherkoog Dithmarschen.

Die positiven Abundanzveränderungen vor allem im Sommer und Herbst deuten auf eine Einschwemmung vom Wattenmeer hin. Möglicherweise wurde die Zunahme an lebenden Cysten auch durch eine *in-situ* Bildung zusätzlich verstärkt. Nur auf Keimung zurückzuführende Abundanzveränderungen lassen sich nicht eindeutig feststellen. Abundanzveränderungen in tieferen Sedimenthorizonten dokumentieren wahrscheinlich Bioturbations-effekte.

Im Speziellen ergab sich für die beiden Stationen im Dithmarscher Speicherkoog folgende jahreszeitliche Besiedlung mit lebenden und leeren Dauercysten:

**Hafenbecken DH:** Das jahreszeitliche Auftreten von lebenden und leeren Dauercysten im

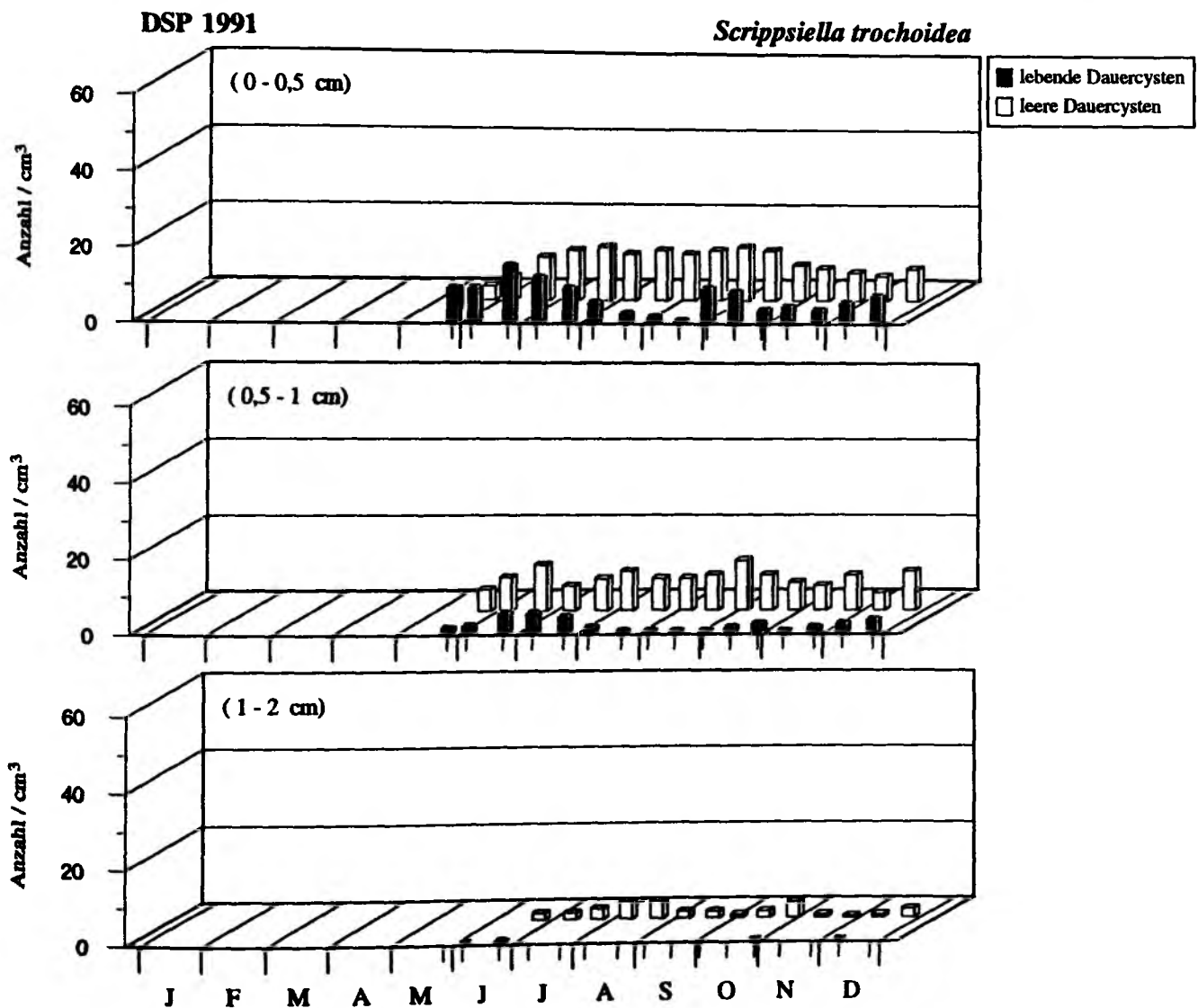


Abb. 6-25. Vertikale Verbreitung von lebenden und leeren Dauercysten des Dinoflagellaten *Scrippsiella trochoidea* in den obersten zwei Sedimentzentimetern im Jahr 1991 an Station DSP im Speicherbecken des Speicherkoog Dithmarschen.

obersten Sedimentzentimeter an Station DH ist für das Jahr 1992 in Abb. 6-21 dargestellt. Mit Ausnahme von Anfang September ist das Verhältnis lebender zu leeren Cysten stets  $<1$ . Die lebenden Cysten zeigen vom Anfang des Jahres bis Ende Juni eine schwach ausgeprägte Zunahme. In den folgenden 2 Monaten verringert sich die Abundanz wieder. Auffallend ist eine starke Zunahme Ende Oktober auf knapp 70 Zellen cm<sup>-3</sup>, die sich aber bis Ende des Jahres wieder auf 13 lebende Cysten cm<sup>-3</sup> verringerte. Bei den leeren Cysten ist ein ähnlicher Verlauf nur mit höheren Abundanz festzustellen. Vor allem im Frühjahr ist die Zunahme von 22 auf knapp 60 Zellen etwas stärker ausgeprägt. Ein starkes Ansteigen der Abundanz ist auch hier im Oktober zu finden. Es wurde hier ein Jahresmaximum von knapp 83 leeren Cysten cm<sup>-3</sup> erreicht. Bis zum Ende des Jahres jedoch verringerte sich die Anzahl wieder um

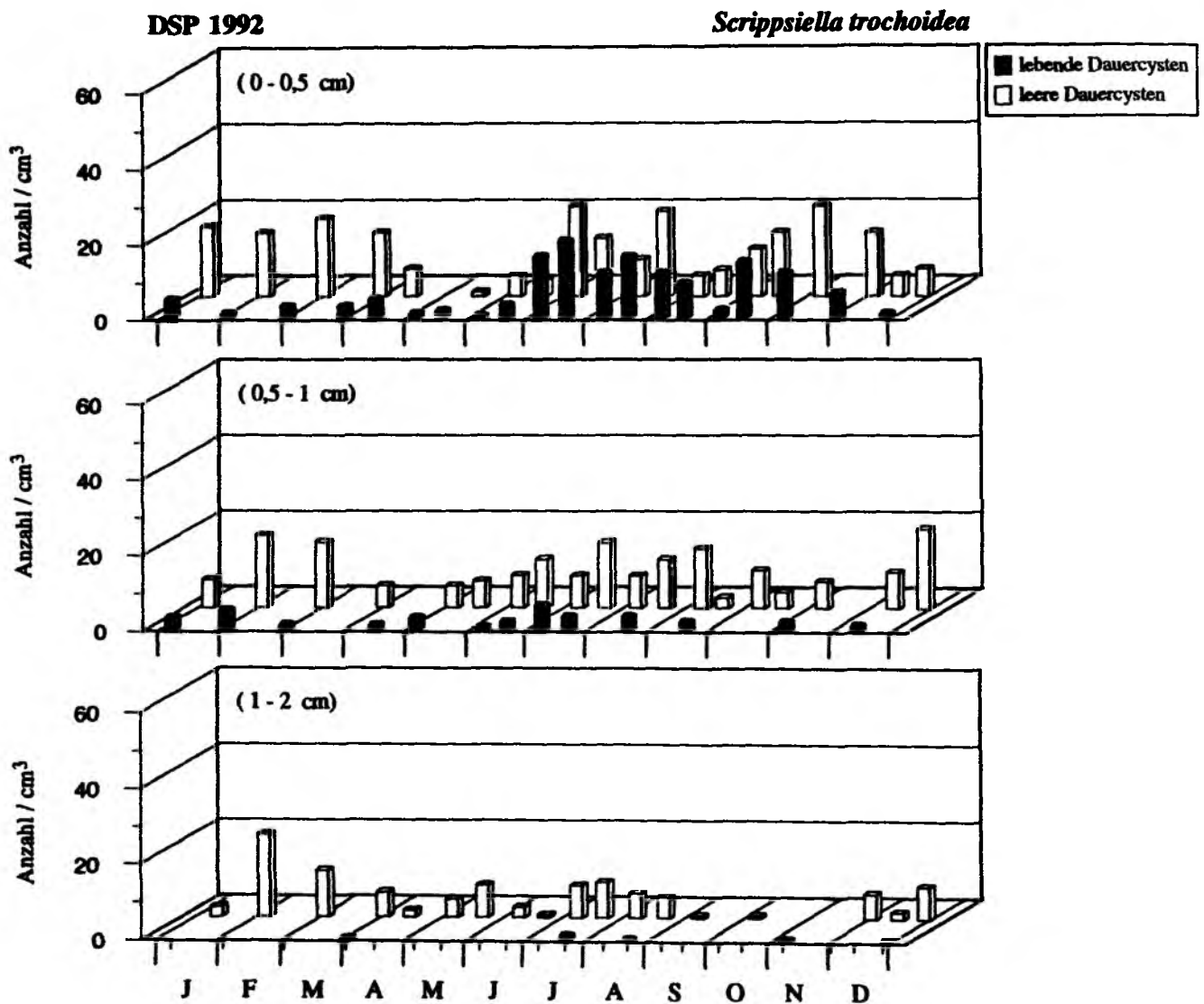


Abb. 6-26. Vertikale Verbreitung von lebenden und leeren Dauercysten des Dinoflagellaten *Scrippsiella trochoidea* in den obersten zwei Sedimentzentimetern im Jahr 1992 an Station DSP im Speicherbecken des Speicherkoog Dithmarschen.

etwa 70 %.

Fast während des gesamten Untersuchungszeitraumes ist die Gattung *Scrippsiella* sowohl bei der lebenden als auch bei der toten Cystenflora mit mindestens 50 % Anteil bestandsbildend gewesen. Wie auch für den Beltringharder Koog wurde *S. trochoidea* auf Grund ihrer Dominanz für die Darstellung ihres Vorkommens in 1992 ausgewählt. Weitere häufige Cystenarten im Hafenbecken in abnehmender Reihenfolge ihrer Lebendabundanz waren: *S. lachrymosa*, *Peridinium dalei*, *Protoperidinium conicum* und *P. oblongum*.

Lebende und leere *S. trochoidea*-Cysten zeigen in allen drei untersuchten Sedimenthorizonten einen ähnlichen Verlauf mit leichten Abundanzschwankungen, vor allem im obersten

Sedimenthorizont bis zum Frühherbst (Abb. 6-22). Ende Oktober wurde jedoch eine starke Anreicherung an lebenden und leeren Cysten an der Oberfläche beobachtet. Während der nächsten zwei Monate reduzierte sich aber die Anzahl an lebenden Cysten um mehr als 90 % und an leeren Cysten um 80 %. Fast ausschließlich auf den obersten Horizont war auch das vereinzelt auftretende Verhältnis von lebenden zu leeren Cysten mit  $>1$  beschränkt. Während des gesamten Untersuchungszeitraumes war eine Zunahme an leeren Cysten mit der Sedimenttiefe zu erkennen, die im untersten Horizont (1-2 cm) eine starke Dominanz mit maximal 74 Zellen  $\text{cm}^{-3}$  aufwiesen.

**Speicherbecken DSP:** Im Jahr 1991 zeigte die Station DSP mit maximal 15 lebenden und 25 leeren Dauercysten  $\text{cm}^{-3}$  eine äußerst geringe Besiedlung (Abb. 6-23). Im Jahr 1992 waren die Abundanzen für lebende bzw. leere Cysten etwas höher, aber im Vergleich zu Station DH weiterhin als niedrig einzustufen (Abb. 6-24). In Abb. 6-23 ist zu erkennen, daß während des Untersuchungszeitraumes 1991 im obersten Sedimentzentimeter leere Dauercysten häufiger als lebende Cysten zu finden sind. Dieses setzte sich auf für das nachfolgende Jahr fort (Abb. 6-24). Auffallend ist in 1992, daß am 9. Juli eine deutliche Abundanzzunahme sowohl bei den lebenden als auch bei den leeren Cysten um jeweils 200 % zu verzeichnen ist. Vor allem für die leeren Cysten ist diese Erhöhung bis zum Ende des Jahres zu verfolgen. Wie in allen anderen Becken dominierte auch *Scrippsiella trochoidea* das Speicherbecken des Dithmarscher Kooges. Weitere häufige Cystenarten im Speicherbecken in abnehmender Reihenfolge ihrer Lebendabundanz waren: *S. lachrymosa*, *Protoperidinium punctulatum* und *Protoceratium reticulatum*.

Abb. 6-25 zeigt, daß *S. trochoidea* 1991 als lebende Cyste im untersten Sedimenthorizont nur sehr selten zu finden war und hauptsächlich oberflächennah auftrat. Dieses gilt auch für leere Cysten, jedoch kamen diese auch in beiden tieferen Horizonten regelmäßig vor. 1992 ist eine leichte Erhöhung der Abundanzen an lebenden und leeren Cysten zu erkennen (Abb. 6-26). Auch hier konzentrierten sich die lebenden Zellen im obersten Horizont. Die Anzahl an *S. trochoidea*-Cysten erhöhte sich Anfang Juli merklich. Auch für die anderen gefundenen Arten war diese Zunahme hauptsächlich auf den 0-0,5 cm Horizont beschränkt.

### 6.2.5 Phytoplankton-Sukzession

Wie für die Becken des Beltringharder Kooges gezeigt (vgl. Kap. 6.1.4), unterscheiden sich

## DH 1991 - 1992

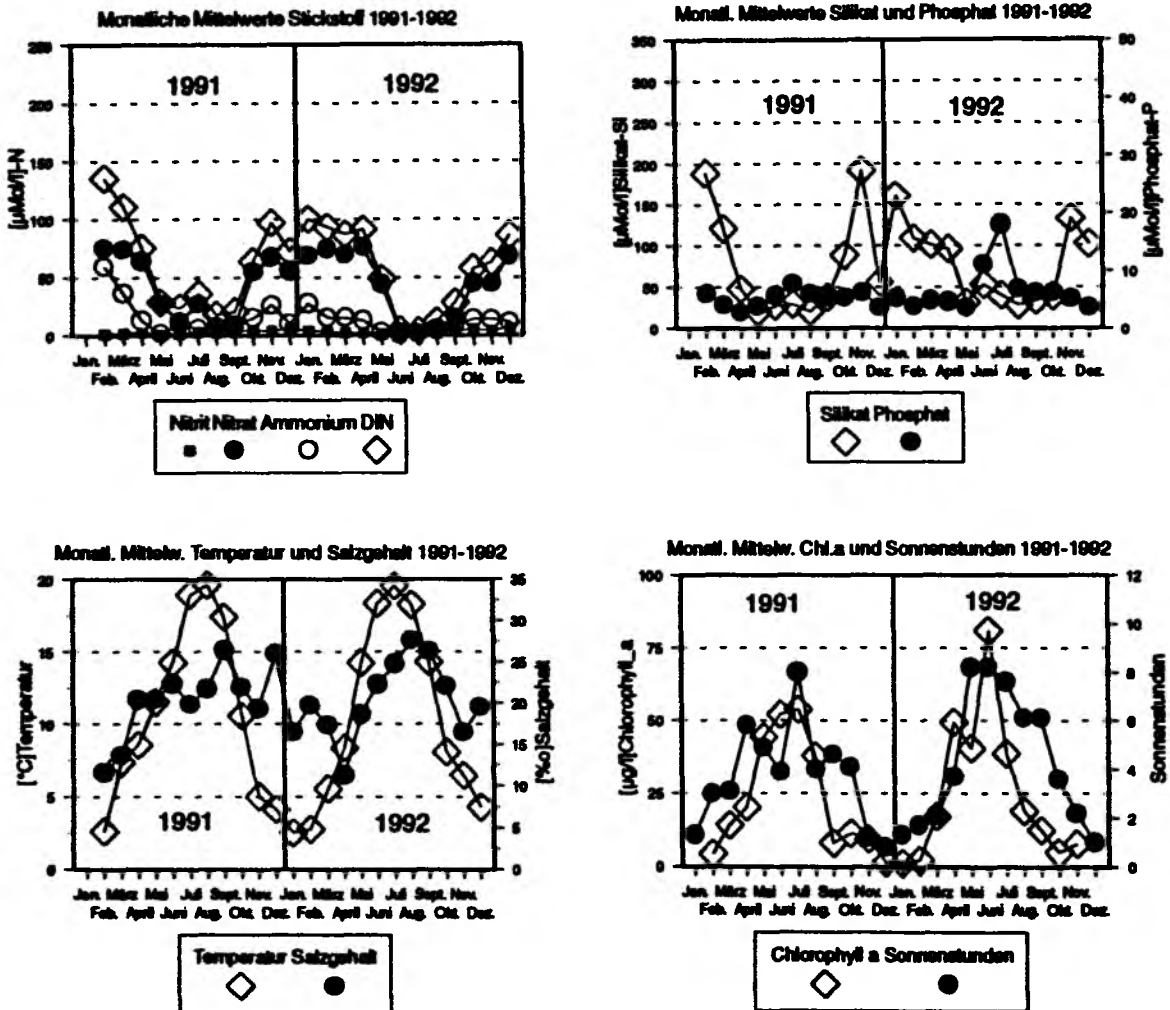


Abb. 6-27. Monatliche Mittelwerte der physikochemischen Parameter für das Jahr 1992 an Station DH im Hafenbecken des Speicherkoog Dithmarschen.

auch die Jahresgänge der physikochemischen Meßwerte (Temperatur, Salinität), der anorganischen Nährsalze und des Chlorophylls *a* für die einzelnen Stationen der untersuchten Becken im Dithmarscher Speicherkooges erheblich.

In den Einzelbecken des Dithmarscher Speicherkooges ist ein saisonaler Verlauf mit Salinitätsmaxima im Sommer erkennbar (Station DIII, Abb. 6-28; Stat. DSP, Abb. 6-29), der jedoch insbesondere an dem zum Wattenmeer offenen Einstrombauwerk dieses Ringsystems (Neuer Meldorfer Hafen, Station DH, Abb. 6-27) durch Tideneffekte überlagert wird. An diesem Beprobungspunkt, der mit den vorgelagerten Wattgewässern fast immer in offener Verbindung steht, waren mit 19 PSU in 1991 und 20,4 PSU in 1992 die höchsten Jahresmittelwerte in der Salzkonzentration zu finden. Am Überlauf des Ringbiotops zum Speicherbecken (DIII) lagen die entsprechenden Werte mit 17,3-19,9 PSU nur geringfügig niedriger,

## DIII 1991 - 1992

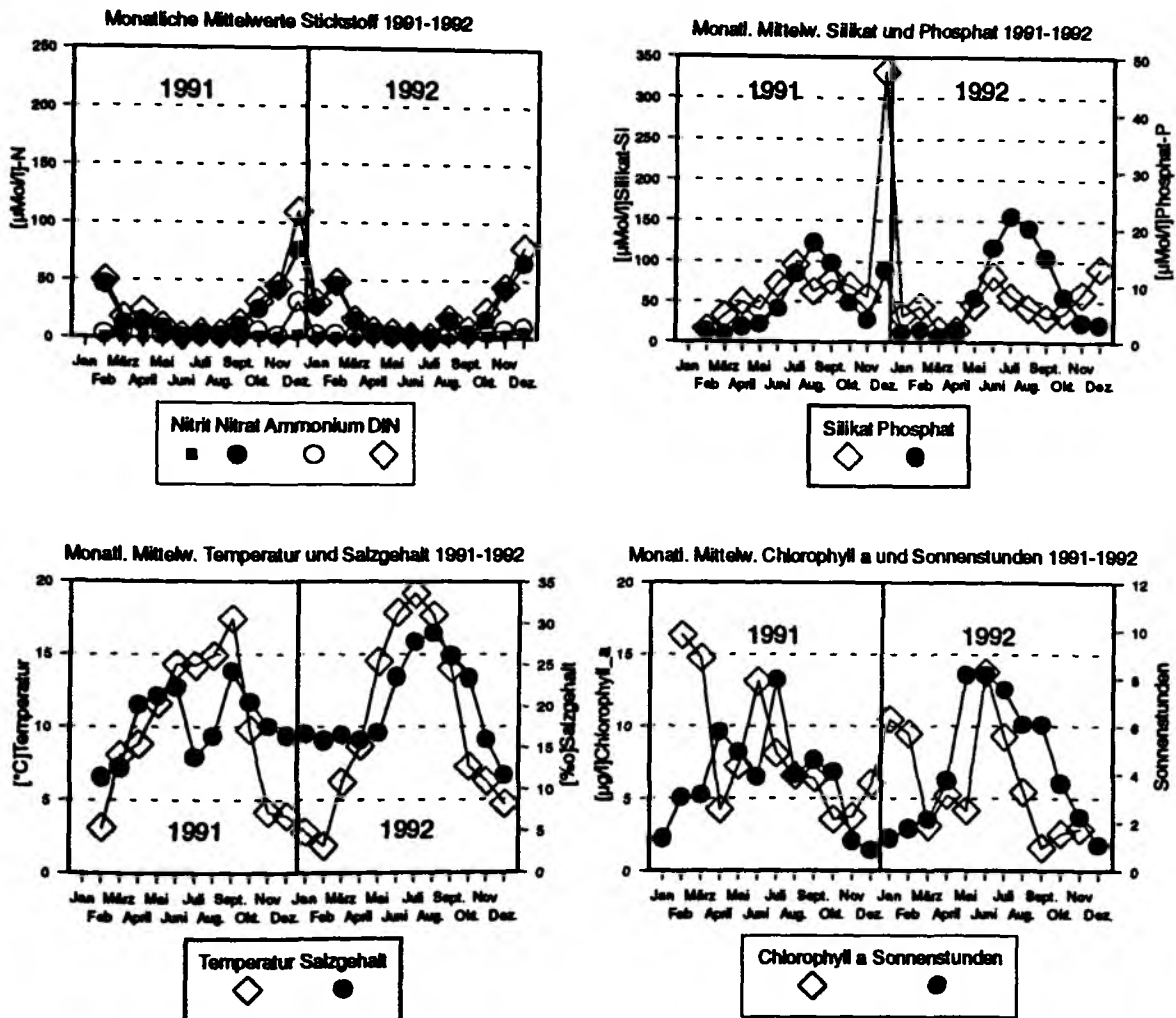


Abb. 6-28. Monatliche Mittelwerte der physikochemischen Parameter für das Jahr 1991 an Station DIII im Salzwasserbiotop des Speicherkoog Dithmarschen.

Schwankungen sind hier etwas weniger stark ausgeprägt. Das große Speicherbecken (DSP) zeigte infolge des starken Süßwassereintrags über die Miele und die Wöhrdener Au mit 5,2 PSU in 1991 und 8,6 PSU im 1992 die niedrigsten Salzgehalte im Jahresdurchschnitt. Allerdings können hier die Salzkonzentrationen nach längeren Trockenperioden und der notwendigen direkten Beflutung mit Wattenmeerwasser, um einen mindest Pegelstand zu halten, kurzfristig auf Werte über 28 PSU ansteigen, wie z.B. im Juni/Juli 1992 geschehen. Im Winter und Frühjahr wurden dagegen bei verstärkten Abflußfrachten Minimalwerte von 1-2 PSU gemessen.

Aus den Daten der anorganisch gelösten Nährsalzkomponenten N, P und Si ist das hohe Eutrophierungspotential der untersuchten Becken des Dithmarscher Speicherkooges deutlich abzulesen. Sie weisen deutlich höhere Phosphat- und Silikatkonzentrationen auf als die

## DSP 1991 - 1992

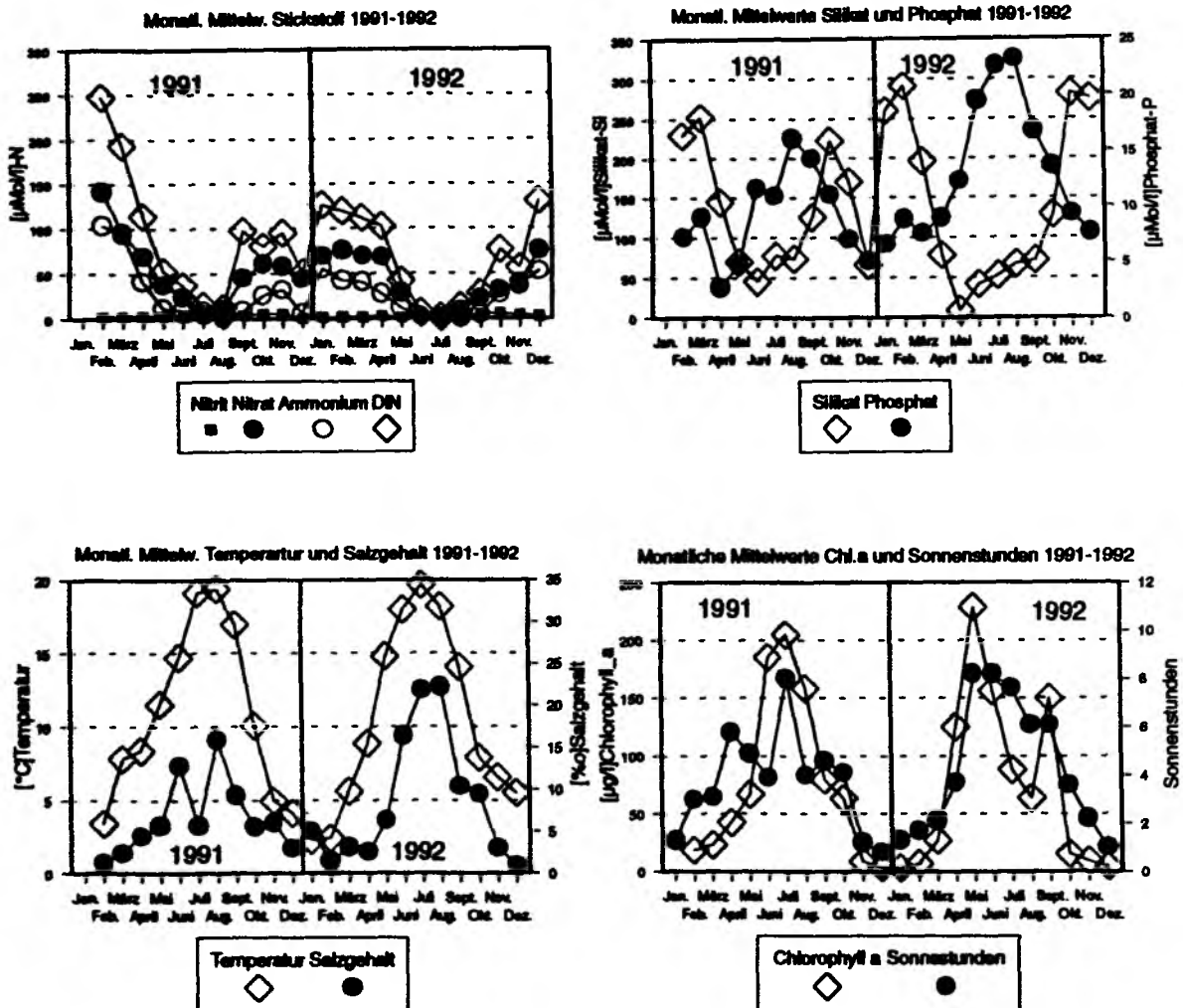


Abb. 6-29. Monatliche Mittelwerte der physikochemischen Parameter für die Jahre 1991 und 1992 an Station DSP im Speicherbecken des Speicherkoog Dithmarschen.

Becken des Beltringharder Kooges. Mit Ausnahme der Station DIII gilt dieses auch für den anorganisch gelösten Gesamtstickstoff (DIN). Konzentrationen an Orthophosphat erreichten in allen Becken des Dithmarscher Speicherkoog Höchstwerte von 30  $\mu\text{M}$  (Juli 1992). Silikat erreichte Maximalwerte von 330  $\mu\text{M}$  wiederum in allen Becken im Dezember 1991/Januar 1992. Für anorganisch gelösten Stickstoff (DIN) lagen die Maximalwerte zwischen 110  $\mu\text{M}$  (DIII, Dezember 1991) und 247  $\mu\text{M}$  an Station DSP (Februar 1991). Limitierende Nährsalzkonzentrationen, basierend auf den von van Bennekom et al. (1975), Paasche (1973) sowie Goering et al. (1973) ermittelten Grenzwerten, traten während des Untersuchungszeitraumes 1991 und 1992 in den beiden inneren Becken des Dithmarscher Speicherkooges (DIII, DSP) nicht auf. Nur am zum Wattenmeer offenen Hafenbecken (DH) waren für die Stickstoffkomponenten vereinzelt und nur für kurze Perioden wachstumslimitierende Konzentrationen

gegeben.

Die Jahresdynamik der einzelnen Nährsalzkomponenten in den Becken des Dithmarscher Speicherkooges entspricht dem für den Beltringharder Koog aufgezeigten Szenario (vgl. Kap. 6.1.4): Abnahme der anorganisch gelösten Stickstoff- und Silikatkonzentrationen zum Sommer hin, Phosphatmaximum im Sommer.

Die allgemein höhere Nährstoffbelastung im Dithmarscher Koog schlägt sich in verstärktem Algenwachstum nieder, hier angezeigt durch den Chlorophyllgehalt als summarisches Äquivalent der Phytoplanktonmasse. Die durchschnittlichen Chl *a*-Konzentrationen sind an den brackigen Stationen DH und DSP mit 26 bzw. 77  $\mu\text{g Chl } a \text{ dm}^{-3}$  um einen Faktor 4 bis 10 höher als im Salzwasserbiotop des Beltringharder Kooges, Station DIII hingegen liegt mit 6  $\mu\text{g Chl } a \text{ dm}^{-3}$  als mittlere Jahreskonzentration im gleichen Größenbereich. Im Gegensatz zu den Stationen DH und DSP, wo sich maximale Chl *a*-Konzentrationen jeweils im Sommer zeigten (DH, 55  $\mu\text{g Chl } a \text{ dm}^{-3}$  Juli 1991 und 80  $\mu\text{g Chl } a \text{ dm}^{-3}$  Juni 1992; DSP,  $\approx 200 \mu\text{g Chl } a \text{ dm}^{-3}$  Juli 1991 und  $\approx 230 \mu\text{g Chl } a \text{ dm}^{-3}$  April 1992), wurde an Station DIII die höchste Konzentration während des gesamten Untersuchungszeitraumes mit 17  $\mu\text{g Chl } a \text{ dm}^{-3}$  im Winter (Februar) 1991 gemessen. Diese scharf abgegrenzten Maxima sind als Folge sukzessiver Massenblüten einzelner Phytoplanktongemeinschaften zu interpretieren. Im folgenden werden diese scharf abgegrenzten Maxima, die als Folge sukzessiver Massenblüten einzelner Phytoplanktongemeinschaften zu interpretieren sind, für die einzelnen Stationen im Dithmarscher Speicherkoog unter besonderer Berücksichtigung von potentiell cystenbildenden Dinoflagellaten ausgeführt.

**Hafenbecken DH (Abb. 6-30):** Das Plankton des tidebeeinflussten Hafenbeckens wurde stark durch die Verhältnisse im vorgelagerten Wattenmeer bestimmt. Von einem Abundanzminimum im Januar 1992 ( $1,9 \times 10^6$  Zellen  $\text{dm}^{-3}$ ) erhöhte sich die Phytoplanktonmenge innerhalb von zwei Monaten auf  $2,3 \times 10^7$  Zellen  $\text{dm}^{-3}$  und erreichte im Mai  $6,7 \times 10^7$  Zellen  $\text{dm}^{-3}$ . Der folgende Rückgang im Phytoplanktonbestand wurde von wachstumslimitierenden Stickstoffkonzentrationen (1,1  $\mu\text{M DIN}$ , Juni) begleitet, erholte sich aber rasch wieder. So wurde ein Höchstwert Ende Juli mit  $1,7 \times 10^8$  Zellen  $\text{dm}^{-3}$  erreicht, sank aber bis Ende September durch Zehrung des Silikats auf das niedrigste beobachtete Niveau mit  $9,6 \times 10^5$  Zellen  $\text{dm}^{-3}$  ab. Ende Oktober konnte sich noch einmal eine kleine Diatomeenblüte entfalten, und die Gesamtkonzentration erreichte kurzzeitig noch einmal  $7,2 \times 10^6$  Zellen  $\text{dm}^{-3}$ . Insgesamt betrachtet folgte die Blütenentwicklung über das Jahr im wesentlichen der Lichtkurve. Innerhalb der Artenzusammensetzung gab es jedoch große Unterschiede, die sich aus der



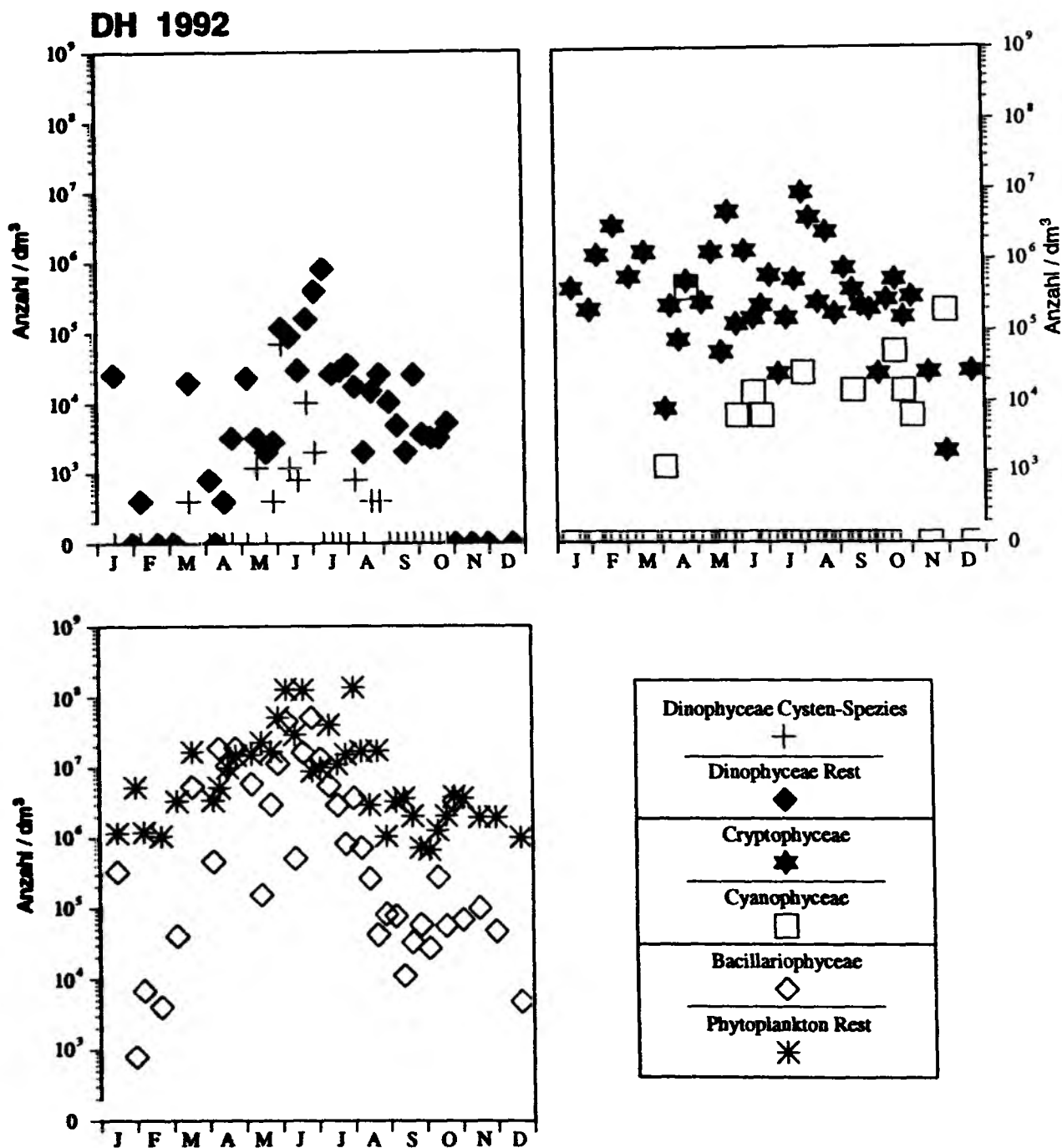


Abb. 6-30. Phytoplanktonentwicklung aufgegliedert, nach den wichtigsten Gruppen für das Jahr 1992 an Station DH im Hafenbecken des Speicherkoog Dithmarschen.

Lage der Station erklären. Normalerweise folgte die Artenzusammensetzung mit den Diatomeen *Odontella sinensis* und *Rhizosolenia setigera* sowie *Phaeocystis*, *Noctiluca* und verschiedenen Dinoflagellaten, aber auch die Abundanz des Phytoplanktons den Verhältnissen im vorgelagerten Wattenmeer (K. Hesse pers. Mitt.). Zeitweise traten jedoch auch große Mengen von kleinen Diatomeen (Microcentrales) und Nanoplanktern auf, wie sie auch

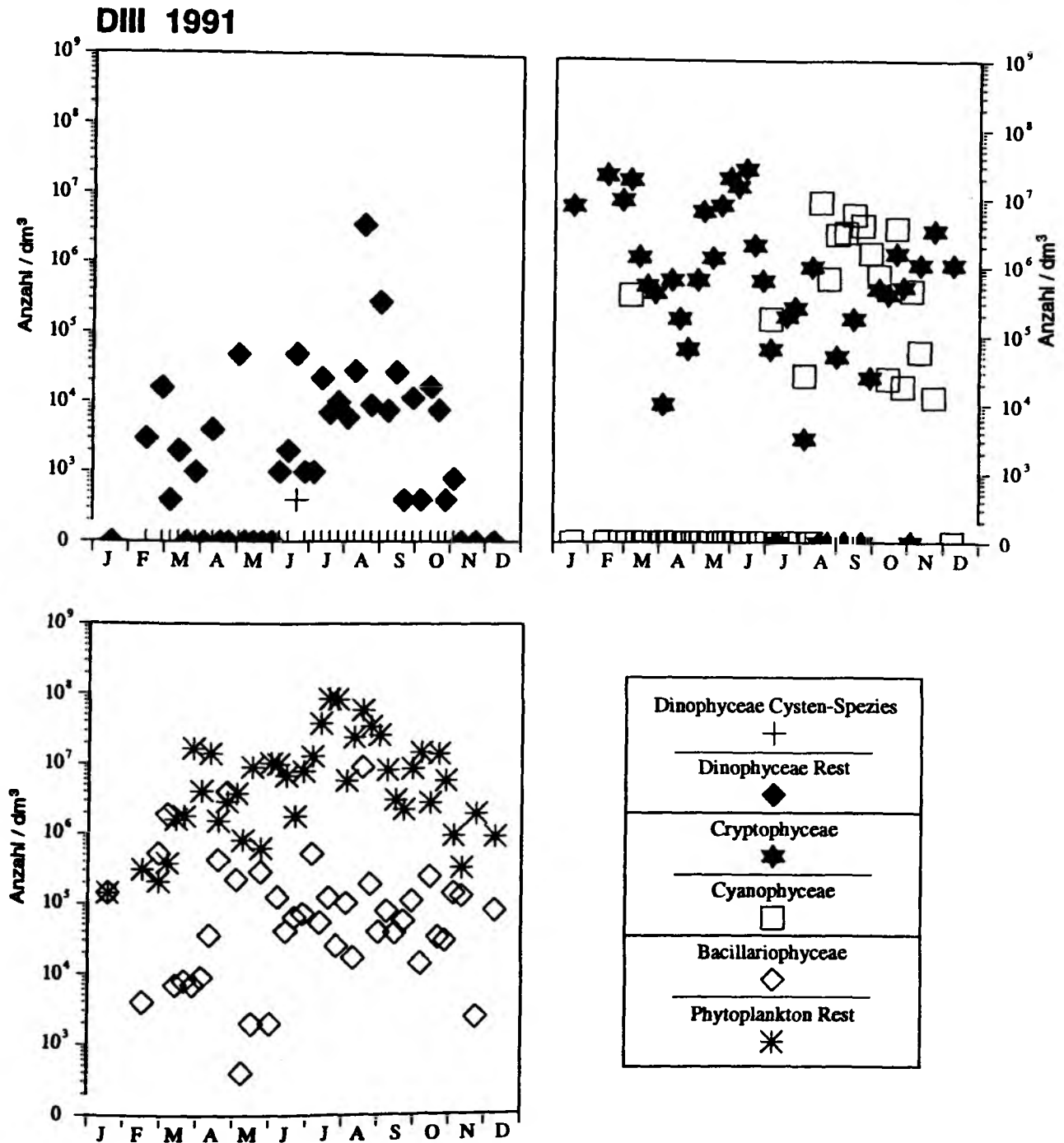


Abb. 6-31. Phytoplanktonentwicklung aufgegliedert, nach den wichtigsten Gruppen für das Jahr 1991 an Station DIII im Salzwasserbiotop des Speicherkoog Dithmarschen.

im Speicherbecken (DSP) zu finden waren (s.u.). Durch das Ablassen von Wasser aus dem Speicherbecken in das vorgelagerte Wattenmeer wurde ein Teil des Phytoplanktons bei wieder auflaufender Tide in das Hafenbecken eingespült. Von März bis August 1992 konnten an etwa 50 % der Untersuchungstermine auch potentiell cystenbildende Dinoflagellaten festgestellt werden. Neben Vertretern aus der *Diplopsalis*-Gruppe und der *Scrippsiella*-

Gruppe fanden sich auch *Gonyaulax cf. spinifera*, *Polykrikos kofoidii* und *P. schwartzii*, erreichten mit einer Ausnahme im Juni mit  $70.400 \text{ Zellen dm}^{-3}$  der *Diplopsalis*-Gruppe keine hohen Bestandsdichten.

**Becken DIII** (Abb. 6-31): Im Februar 1991 dominierten die Cryptophyceen das Plankton und erreichten unter dem Eis ein Maximum von  $2,1 \times 10^7 \text{ Zellen dm}^{-3}$ . Schon frühzeitig im Jahr gab es eine deutliche Stickstoffzehrung, und die Anzahl der Cryptophyceen verringerte sich bis zum April auf  $10.000 \text{ Zellen dm}^{-3}$ . Aber schon Anfang Juni gab es eine zweite Blüte dieser Planktongruppe, die im Größenbereich der Winterblüte lag. Auch hierauf folgte wieder eine Stickstoffzehrung. Über das Jahr wurden die Phytoplanktonbestände hauptsächlich durch Nanoflagellaten und den phototrophen Ciliaten *Mesodinium rubrum* gebildet. Insgesamt war die Besiedlung aber mit Maximalkonzentrationen von  $8,6 \times 10^7 \text{ Zellen dm}^{-3}$  im Juli schwächer als an den beiden anderen Stationen im Dithmarscher Speicherkoog. Die Dinoflagellaten waren vor allem im Sommerhalbjahr regelmäßig aber meistens mit  $<10^5 \text{ Zellen dm}^{-3}$  vertreten. Ein Maximum erreichten sie im August durch eine Blüte von *Gymnodinium cf. albulum* mit  $3,5 \times 10^6 \text{ Zellen dm}^{-3}$ . Einmalig konnte im Juni ein Vertreter der potentiell cystenbildenden Gruppe *Diplopsalis* mit  $400 \text{ Zellen dm}^{-3}$  nachgewiesen werden.

**Becken DSP** (Abb. 6-32 & 6-33): Das jahreszeitliche Auftreten von Planktongruppen und ihre jeweilige Entwicklung waren 1991 (Abb. 6-32) und 1992 (Abb. 6-33) sehr ähnlich, jedoch war die Besiedlung 1991 mit einer Maximalkonzentration von  $9,8 \times 10^8 \text{ Zellen dm}^{-3}$  im Juni um den Faktor 2,6 höher als in 1992. Bei der Minimalkonzentration jedoch ähnelten sich beide Jahre mit jeweils  $\sim 1 \times 10^5 \text{ Zellen dm}^{-3}$  im Januar bzw. Juli und November.

Im Frühjahr 1991 entwickelte sich eine Blüte kleiner Diatomeen (Microcentrales) mit maximal  $3,8 \times 10^8 \text{ Zellen dm}^{-3}$  im April, was zu einem deutlichen Einbruch der Silikatkonzentration führte, jedoch keine wachstumslimitierende Werte erreichte. Einhergehend mit dem Lichtangebot und der Temperatur des Jahresganges entwickelten sich jetzt vor allem nicht verkieselte Formen auf ein Maximum von  $9,8 \times 10^8 \text{ Zellen dm}^{-3}$  im Juni, wo coccale Formen und Nanoflagellaten fast 99 % Anteil an der Phytoplanktongemeinschaft stellten, die den Stickstoffüberhang stark reduzierten. Zum September hin entwickelte sich wieder eine Microcentrales Blüte, die wiederum zu einem starken Silikatrückgang führte. Nach der vorwiegend lichtlimitierten Herbst- und Winterphase entwickelte sich im Frühjahr erneut eine Diatomeenblüte mit  $3,2 \times 10^7 \text{ Zellen dm}^{-3}$ , die durch Silikatreduzierung im April zusammenbrach, sich kurz danach aber wieder erholen konnte.

## DSP 1991

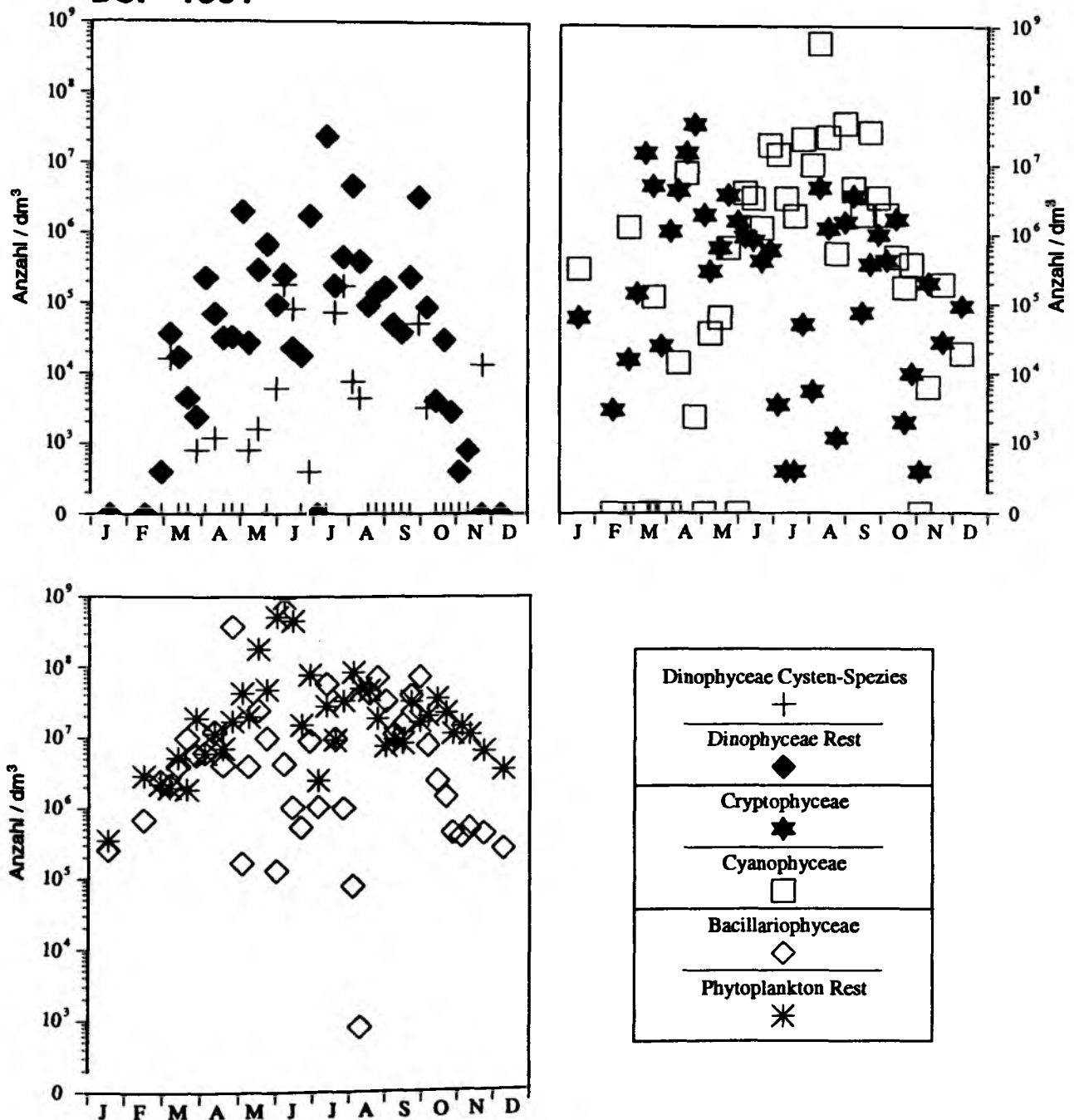


Abb. 6-32. Phytoplanktonentwicklung aufgegliedert, nach den wichtigsten Gruppen für das Jahr 1991 an Station DSP im Speicherbecken des Speicherkoog Dithmarschen.

Normalerweise wird das Speicherbecken mit Wattenmeerwasser über den Hafen (DH) und das Salzwasserbiotop (DIII) beschickt. Aufgrund der langanhaltenden Trockenheit 1992 sank der Wasserspiegel im Speicherbecken so stark, daß die normale Einleitung von Wattenmeerwasser nicht mehr genügte, um den Mindestpegelstand aufrechterhalten zu können. So wurde Ende Juni über das große Auslaufsiebel massiv Wattenmeerwasser über mehrere Tiden

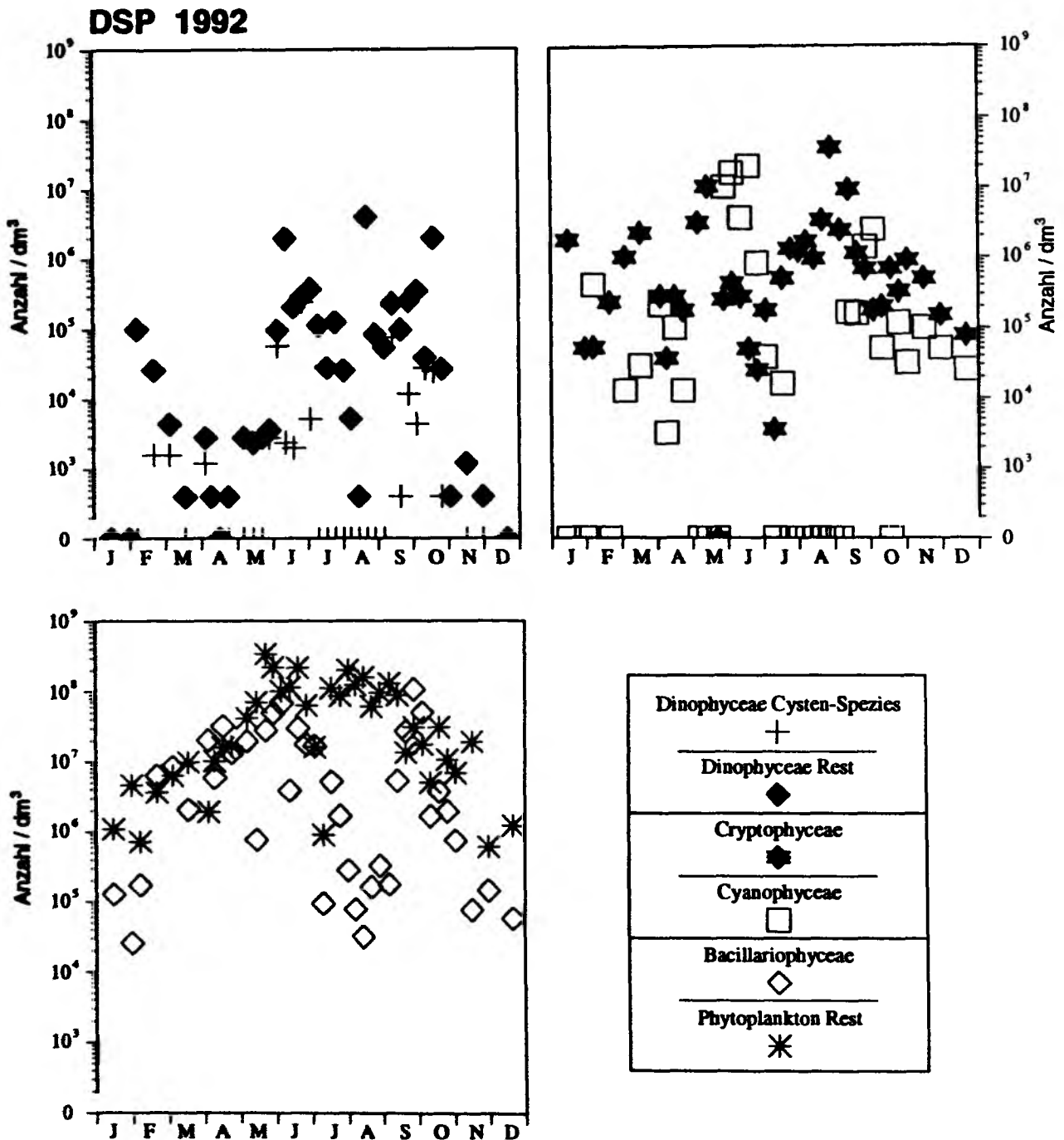


Abb. 6-33. Phytoplanktonentwicklung aufgegliedert, nach den wichtigsten Gruppen für das Jahr 1992 an Station DSP im Speicherbecken des Speicherkoog Dithmarschen.

eingelassen. Dieses hatte zur Folge, daß durch die extrem schnelle Salinitätserhöhung der gesamte Phytoplanktonbestand von  $8,1 \times 10^7$  Zellen  $\text{dm}^{-3}$  auf  $9,9 \times 10^5$  Zellen  $\text{dm}^{-3}$  zusammenbrach. Zusätzlich verursachte das einströmende Wattenmeerwasser durch ihre relativ hohe Salinität und ihr weites Vordringen in der Miele und der Wöhrdener Au ein massives Sterben von insgesamt mehreren Tonnen an Süßwasserfischen (u.a. Aland, Barsche, Brassen,

Plötze, Rotfedern und Zander).

Zum Herbst hin entwickelte sich noch einmal eine *Microcentrales* Blüte mit  $1,1 \times 10^8$  Zellen  $\text{dm}^{-3}$  im September. Die Dinoflagellaten waren mit wenigen Ausnahmen im Sommer bzw. Herbst über das gesamte Jahr 1991 und 1992 im Plankton vertreten. Durch eine Blüte von *Gymnodinium* cf. *album* im Juli 1991 mit bis zu  $2,3 \times 10^7$  Zellen  $\text{dm}^{-3}$  und einer Blüte hauptsächlich von *Amphidinium operculatum* im August 1992 mit bis zu  $4,0 \times 10^6$  Zellen  $\text{dm}^{-3}$  stellten die Dinoflagellaten 20 % bzw. 6 % des Gesamtbestandes an Phytoplankton. Cystenbildende Dinoflagellaten waren jeweils 1991 und 1992 an etwa 50 % der Untersuchungstermine im Plankton vertreten. Es wurden neben Vertretern aus der *Scrippsiella*-Gruppe und aus der *Diplopsalis*-Gruppe auch *Cachonina niei*, *Polykrikos* cf. *kofoidii*, *Prorocentrum lima*, *Protoperidinium* cf. *claudicans* und *P. minutum* gefunden. Insgesamt war *Scrippsiella* spp. am regelmäßigsten vertreten und erreichte im Juni 1991 mit  $1 \times 10^5$  Zellen  $\text{dm}^{-3}$  ihr stärkstes Vorkommen. Häufigster, potentiell cystenbildender Dinoflagellat war ein Vertreter aus der Gruppe *Diplopsalis* mit  $2,4 \times 10^5$  Zellen  $\text{dm}^{-3}$  im Juni 1992. Sporadisch, dann aber mit erhöhter Abundanz, fiel auch *P.* cf. *claudicans* auf (Maximalkonzentration  $1,4 \times 10^5$  Zellen  $\text{dm}^{-3}$  Ende Juli 1991).

### 6.3 Dauercysten und Phytoplanktodynamik

Zur Bewertung der Zusammenhänge zwischen dem Auftreten von Dauercysten und ihrem Einfluß auf die Phytoplanktodynamik in den einzelnen Becken des Beltringharder und Dithmarscher Speicherkooges gibt Tabelle 6-8 einen Überblick.

Potentiell cystenbildende Dinoflagellaten kamen an sämtlichen Beprobungsstellen im Plankton vor, jedoch in stark unterschiedlicher Konzentration und Artenzahl. An den stark mit Süßwasser beeinflussten Stationen (BIII, BSP) und der relativ dünn besiedelten Station DIII traten hauptsächlich Vertreter aus der Gattung *Diplopsalis* auf, deren Stetigkeit und Abundanz an BSP und DIII am niedrigsten war. An BIII wurde eine hohe Abundanz und Stetigkeit verzeichnet. Hier wurden jedoch nur für 5 Termine Proben analysiert. Ein anderes Bild ergaben die sporadisch direkt dem Wattenmeereinfluß ausgesetzten Stationen (BIa, Bli, DH, DSP), an denen eine höhere Artendiversität zu verzeichnen war und einige der potentiell cystenbildenden Dinoflagellaten auch als Dauercyste im Sediment gefunden wurden. Ihre Stetigkeit lag zwischen 28 und 53 %. Die jeweiligen Arten konnten aber nie über einen

längeren Zeitraum (> 3 Wochen) hinweg im Plankton beobachtet werden.

Für den gesamten Untersuchungszeitraum konnten an den Stationen BIII, BSP und DIII keine Dauercysten nachgewiesen werden. Die stark mit Wattenmeerwasser befluteten Becken (BIa, BII, DH) zeigten die höchste Artendiversität und Maximalabundanz an Cysten. Geringere Werte zeigte Station DSP, ein Becken, das nur selten im direkten Kontakt zum Wattenmeer steht. Aber auch hier betrug die Stetigkeit für das Auftreten von Dauercysten im Sediment 100 %.

Tab. 6-8. Maximalabundanz, Stetigkeit und Artenanzahl der potentiell cystenbildenden Dinoflagellaten im Plankton und der lebenden Dauercysten im Sediment in Beltringhar-der und Dithmarscher Brackwasserbecken.

Station	potentiell cystenbildende Dinoflagellaten				lebende Dauercysten		
	Abundanz- maximum (Zellen $\text{dm}^{-3}$ )	Stetigkeit (%)	Artenanzahl		Abundanz- maximum (Zellen $\text{cm}^{-3}$ )	Stetigkeit (%)	Artenanzahl
			Plankton	als Dauercyste im Sediment			
BIII	48.000	60	2	0	0	0	0
BSP	400	2	1	0	0	0	0
BIa	5.600	53	5	2	35,5	100	13
BII	26.600	31	7	4	42,8	100	15
DH	70.400	28	5	5	35,7	100	17
DIII	400	1	1	0	0	0	0
DSP	242.400	44	7	2	15,6	100	7

Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß für die direkt mit Wattenmeerwasser in Verbindung stehenden Becken ein Zusammenhang zwischen Dauercysten im Sediment und dem Vorkommen von cystenbildenden Dinoflagellaten erkennbar ist. An den drei Stationen (BIII,BSP,DIII) ohne Cystenfundes im Sediment traten im Plankton vor allem potentiell cystenbildende Dinoflagellaten aus der *Diplopsalis*- und *Scrippsiella*-Gruppe auf, deren Artdiagnose meistens nicht möglich war. Da in diesen Gattungen auch nicht-cystenbildende Vertreter vorkommen, liegt hier möglicherweise eine falsche Eingruppierung vor.

Dauercysten in der Wassersäule der Becken wurden nur vereinzelt festgestellt (J.C. Riedel-Lorjè pers. Mitt.), was darauf schließen läßt, daß keine massive *in-situ* Cystenbildung durch Dinoflagellaten stattfand. Es ist daher zu vermuten, daß Dauercystenbildung bei Dinoflagella-

ten in den untersuchten Becken keine überragende Rolle spielt. Möglicherweise liegt dieses auch darin begründet, daß Dinoflagellaten vor allem bei Nährsalzmangel zur Encystierung neigen (Anderson et al. 1984, Anderson et al. 1985 b, Anderson & Lindquist 1985, Pfiester & Anderson 1987), jedoch die Becken ganzjährig hypertroph sind und damit eine über Nährsalze induzierte Cystenbildung der vegetativen Zellen nicht sehr wahrscheinlich ist.

Hieraus ergeben sich zwei Fragen: Woher stammen die in den Becken vorgefundenen Dauercysten und haben sie überhaupt einen Effekt auf die Phytoplanktonbesiedlung in den Becken?

Die Gesamtheit der vorhandenen Daten deutet daraufhin, daß ein Großteil der vorgefundenen Dauercysten nicht direkt in den Becken durch Dinoflagellaten gebildet, sondern mit einströmenden Wattenmeerwasser in die Becken transportiert worden ist und hier sedimentiert, wie es auch für andere einströmende Organismen, z.B. *Phaeocystis* (vgl. Kap. 6.1.4) und für meroplanktische Larven gezeigt werden konnte (Köpcke 1991). Die Untersuchungen über das Vorkommen von Dauercysten im Pelagial des Wattenmeeres haben ergeben, daß knapp 30 lebende bzw. 45 leere Dauercysten pro Liter Wattenmeerwasser vorhanden sein können (vgl. Kap. 5.2). Für das Salzwasserbiotop im Beltringharderkoog werden z.Z. durch die Universität Hamburg erste Bilanzierungen des einströmenden Wasserkörpers bei Sielöffnung über eine Tide durchgeführt. Nach A. Hagge (pers. Mitt.) ist mit einem einströmenden Maximalwasservolumen von  $1,76 \times 10^6 \text{ m}^3$  pro Tide zu rechnen. Während einer Beflutung könnten so bis zu  $53 \times 10^9$  lebende bzw.  $79 \times 10^9$  leere Cysten vom Wattenmeer in das Salzwasserbiotop des Beltringharder Kooges gelangen. Bei einer ungefähr  $8,53 \text{ km}^2$  umfassenden wasserbedeckten Gesamtfläche des Salzwasserbiotops nach der Beflutung können somit unter entsprechenden Turbulenzbedingungen bei einer angenommenen homogenen Cystenverteilung im Wasser und einer gleichmäßigen Wasserverteilung im Becken pro Beflutung 0,6 lebende bzw. 0,9 leere Cysten  $\text{cm}^{-2}$  sedimentieren. Der Einfluß einer direkten Beflutung auf die Cystenbesiedlung konnte Ende Juni 1992 im Speicherbecken des Dithmarscher Kooges beobachtet werden. Hier konnte kurz nach dem Einlassen von Wattenmeerwasser an Station DSP eine Abundanzerhöhung an Cysten im Sediment um 200 % sowie eine Erhöhung der Artenanzahl verzeichnet werden.

Keimungsexperimente belegen, daß die meisten in den Becken vorgefundenen Cysten im Nordseewasser und auch im Brackwasser der Becken des Dithmarscher bzw. des Salzwasserbiotops des Beltringharder Kooges auskeimen und vegetative Zellen ausbilden können. Es ist also davon auszugehen, daß jede lebende Cyste in den jeweiligen Becken zur potentiellen Besiedlung der Wassersäule beitragen kann. In den Becken traten Maximalabun-



danzen des gesamten Phytoplanktonbestandes mit  $1,3 \times 10^9$  Zellen  $\text{dm}^{-3}$  auf, wobei jedoch Dinoflagellaten in ihrer Gesamtheit und insbesondere potentiell cystenbildende Vertreter mengenmäßig nur eine untergeordnete Rolle spielten (vgl. Kap. 6.1.4 & 6.2.4). Da jedoch meistens nur 2,5 ml einer Planktonschöpfprobe analysiert wurden, ist nicht auszuschließen, daß cystenbildende Arten, die nur in geringen Abundanzen vorkamen, übersehen wurden.

Einen interessanten Aspekt bildet das Vorkommen des cystenbildenden Dinoflagellaten *Oblea rotunda* im Speicherbecken des Dithmarscher Kooges (DSP). Die Dauercysten dieser Art konnten erstmalig in diesem Becken nach der direkten Beflutung mit Wattenmeerwasser im Juli 1992 nachgewiesen werden und waren bis zum Untersuchungsende im Dezember des gleichen Jahres regelmäßig vorhanden. Im Mai und Juni 1993 wurden auffallend hohe Abundanzen der vegetativen Zelle von *O. rotunda* im Plankton an Station DSP festgestellt (J.C. Riedel-Lorjè pers. Mitt.), die Konzentrationen von  $2,4 \times 10^6$  Individuen  $\text{dm}^{-3}$  erreichten. Möglicherweise haben die aus dem Wattenmeer eingespülten Cysten im Sommer 1992 dieses Becken mit *O. rotunda* infiziert.

## 7. DINOFLAGELLATEN-DAUERCYSTEN IN REZENTEN SEDIMENTEN DER KIELER BUCHT

### 7.1 Arteninventar

Vegetative Zellen von insgesamt 22 dauercystenbildenden Dinoflagellaten sind für die deutsche Ostseeküste nachgewiesen (HELCOM-Monitoring R. Hansen pers. Mitt., Pankow 1990). Mit Ausnahme von *Protoperidinium divergens* sind diese Arten nicht regelmäßig in der Phytoplanktongemeinschaft vertreten (Tab. 7-1).

Tab. 7-1. Nachgewiesene vegetative Zellen von cystenbildenden Dinoflagellaten in der Kieler Bucht (HELCOM-Monitoring R. Hansen pers. Mitt., Pankow 1990; Subjektive, relative Häufigkeit der vegetativen Zelle: + = extrem selten, ++ = selten, +++ = regelmäßig) (# = benthische Art; \* = potentiell toxisch).

<i>Alexandrium excavatum</i> *	+	<i>Protoperidinium claudicans</i>	++
<i>Amphidinium carterae</i> *	+	<i>Protoperidinium conicoides</i>	+
<i>Diplopsalis lenticula</i>	+	<i>Protoperidinium conicum</i>	++
<i>Gonyaulax digitalis</i> *	+	<i>Protoperidinium cf. divergens</i>	+++
<i>Gonyaulax polyedra</i>	+	<i>Protoperidinium leonis</i>	+
<i>Gonyaulax spinifera</i>	+	<i>Protoperidinium minutum</i>	+
<i>Oblea rotunda</i>	+	<i>Protoperidinium oblongum</i>	++
<i>Polykrikos schwartzii</i>	+	<i>Protoperidinium pentagonum</i>	++
<i>Prorocentrum lima</i> **	+	<i>Pyrophacus horologium</i>	+
<i>Protoceratium reticulatum</i>	+	<i>Scrippsiella trochoidea</i>	++
<i>Protoperidinium avellana</i>	+	<i>Zygabikodinium lenticulatum</i>	+

In der vorliegenden Untersuchung konnten insgesamt 30 verschiedene Cystentypen unterschieden werden. Davon wurden 25 Formen jeweils einer Art eindeutig zu geordnet (Tab. 7-2; Abb. 7-1 & 7-2). Durch Keimungsexperimente wurde die Artdiagnose mehrerer Formen überprüft (Tab. 7-2; vgl. Kap. 8.1).

Dauercysten der für das Gebiet nachgewiesenen toxischen Dinoflagellaten wurden nur im Falle von *Alexandrium cf. excavatum* gefunden. Für die *Gonyaulax spinifera*-Gruppe wurde die im paläontologischen Taxon als *Spiniferites elongatus* bekannte Form nachgewiesen. *Protoperidinium pentagonum*, der neben der im paläontologischen Taxon als *Trinovantedinium capitatum* bekannten Form auch die als *Brigantedinium majusculum* bezeichnete Cystenform ausbilden kann, wurde in der Kieler Bucht ausschließlich in letztgenannter Variante vorgefunden.

Neben denjenigen 16 Cystenarten, die im Untersuchungsgebiet als vegetative Zelle nach

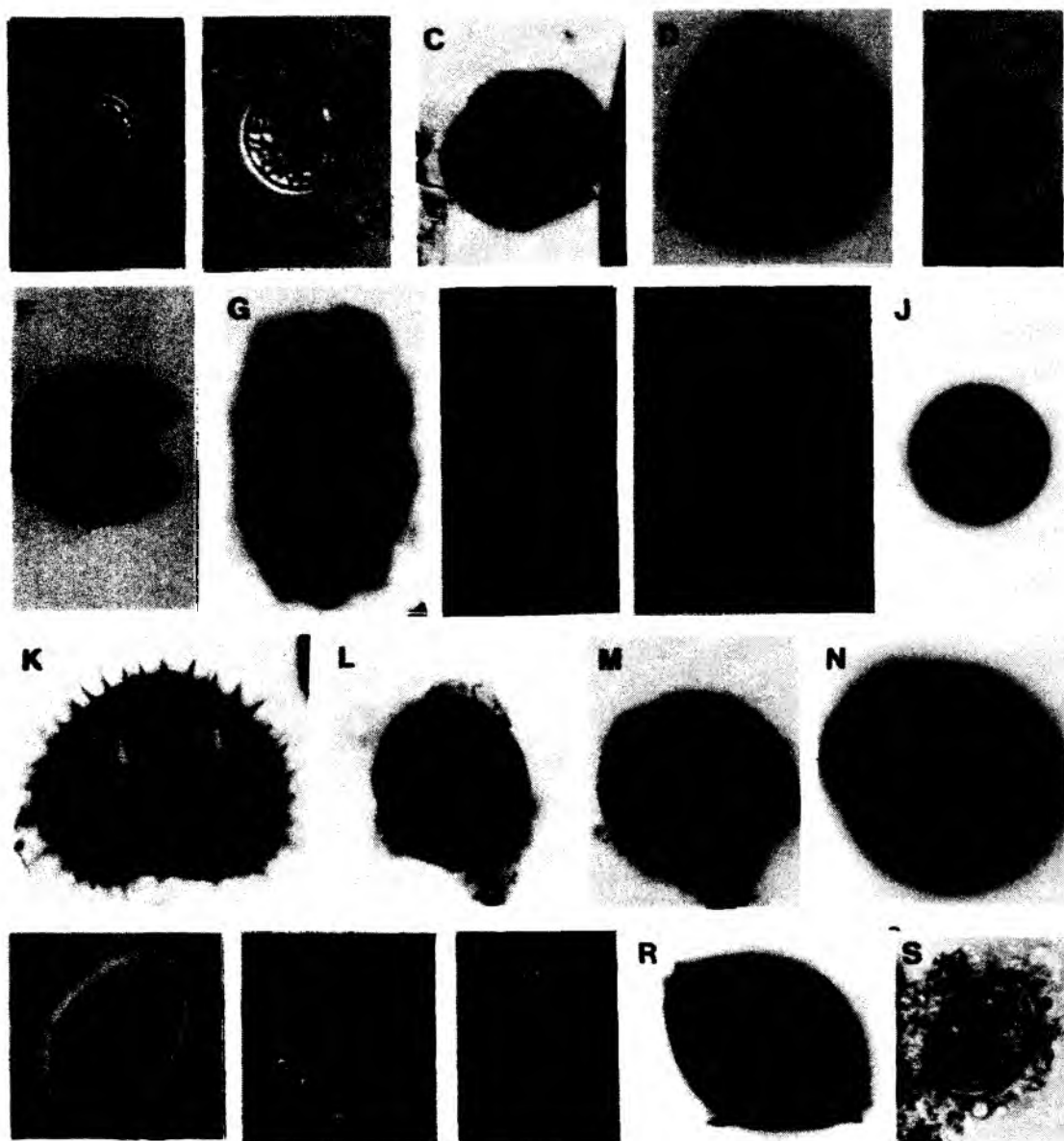


Abb. 7-1. Dinoflagellaten-Dauercysten, isoliert aus rezenten Sedimenten der Kieler Bucht. (A-B) *Alexandrium minutum*, (A) Lateral-Ansicht, (B) Apikal-Ansicht. (C) *Diplopetta symmetrica*. (D) *Diplopsalis lenticula*, rißförmige Archäopyle (Pfeil). (E-F) *Gymnodinium catenatum*, (E) Oberflächenansicht, (F) rißförmige Archäopyle. (G) *Polykrikos schwartzii*, Oberflächenansicht. (H) *Protoceratium reticulatum*, Cyste mit kurzen Fortsätzen und Archäopyle (Pfeil). (I) *Protoperidinium compressum*. (J) *Protoperidinium conicoides*, mit Archäopyle. (K) *Protoperidinium conicum*. (L) *Protoperidinium divergens*. (M) *Protoperidinium cf. excentricum*. (N) *Protoperidinium punctulatum*, mit Archäopyle. (O) *Scrippsiella lachrymosa*, Oberflächenansicht. (P-Q) *Scrippsiella trochoidea*, (P) Apikal-Ansicht, (Q) Lateral-Ansicht mit rißförmiger Archäopyle. (R) *Zygabikodinium lenticulatum*, Cyste noch von Thekenhülle umgeben. (S) Dinocyste indet. Typ. F. cf. *Gonyaulax verior*. Maßstrich: 18  $\mu\text{m}$  in (A-C, E, F, H, I, L-Q), 20  $\mu\text{m}$  in (D, G, J, K, R, S).

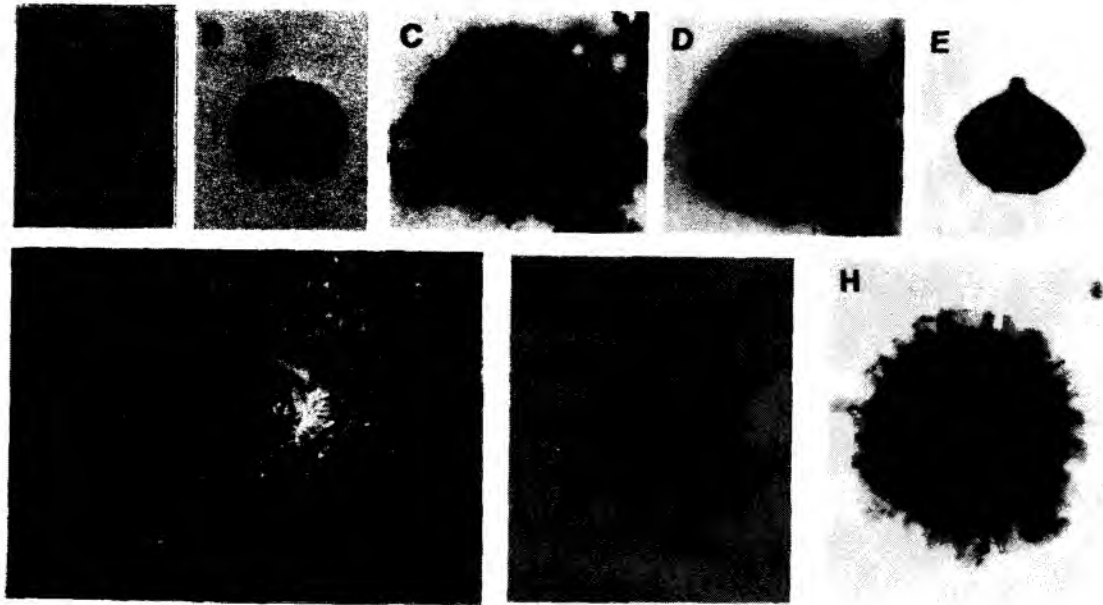


Abb. 7-2. Dinoflagellaten-Dauercysten und unbekannte Dauerstadien, isoliert aus rezenten Sedimenten der Kieler Bucht. (A-B) Dinocyste indet. Typ. G, (A) Lateral-Ansicht, (B) Apikal-Ansicht. (C-D) Dinocyste indet. Typ. J, (C) medianer Fokus, (D) Oberflächenansicht. (E) Dinocyste indet. Typ. L. cf. *Protoperidinium* sp. (F-H) Unbekannte Dauerstadien, (F) Sternhaarstatoplast, (G-H) ? Ruhestadien von Süßwasser Desmidiaceen, (G) cf. *Staurostrum* sp., (H) cf. *Cosmarium* sp. Maßstrich: 18  $\mu\text{m}$  in (A,B), 20  $\mu\text{m}$  in (C,D), 25  $\mu\text{m}$  in (F), 40  $\mu\text{m}$  in (E,G,H).

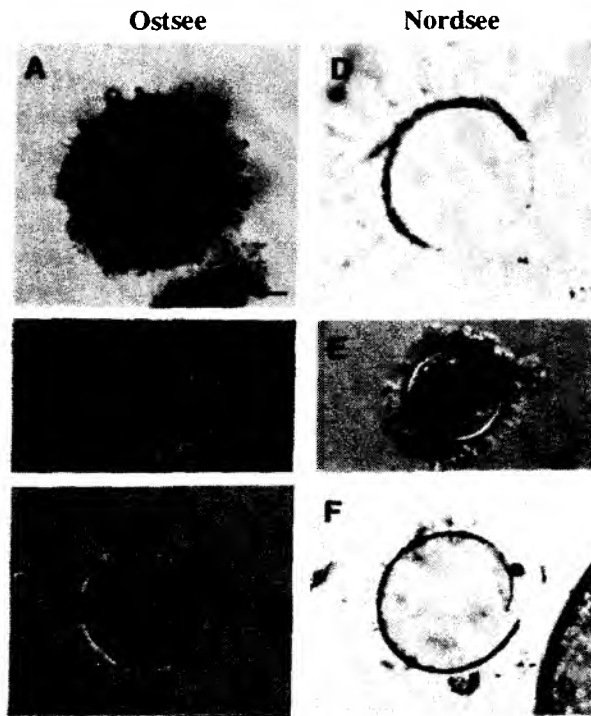


Abb. 7-3. Einfluß der Salinität auf die Morphologie von Dinoflagellaten-Dauercysten: Dauercysten isoliert aus rezenten Sedimenten der brackigen Kieler Bucht: A) *Gonyaulax polyedra*, B) *Peridinium dalei*, C) *Protoceratium reticulatum* zeigen eine deutliche Längenreduzierung ihrer Anhänge im Vergleich zu Individuen, die aus rezenten Sedimenten der marinen Deutschen Bucht isoliert wurden: D) *Gonyaulax polyedra*, E) *Peridinium dalei*, F) *Protoceratium reticulatum*. Maßstrich: 18  $\mu\text{m}$  in (B,C,E), 20  $\mu\text{m}$  in (A,D,F).

gewiesen sind, konnten 9 fremde Arten eindeutig bestimmt werden. Sie wurden entweder als lebende und leere Cyste (*Gymnodinium catenatum*, *Peridinium dalei*, *Protoperidinium denticulatum*, *P. cf. excentricum* und *P. punctulatum*), nur als lebende Cyste (*Alexandrium minutum*) oder nur als leere Cyste (*Diplopelta symmetrica*, *P. compressum* und *Scrippsiella lachrymosa*) vorgefunden. Alle diesen Cystenformen haben jeweils ein charakteristisches Aussehen, so daß eine Verwechslung ausgeschlossen ist (Abb. 7-1; vgl. Appendix 2).

Tab. 7-2. Vorkommen von lebenden (♦) und leeren (◇) Dinoflagellaten-Dauercysten sowie ausgewählten unbekannten Dauerstadien in rezenten Sedimenten der Kieler Bucht (+ = vegetatives Stadium nicht für die Kieler Bucht nachgewiesen, vgl. Tab. 7-1; \* = erfolgreich zur Keimung gebracht, vgl. Kap. 8.1).

Kieler Bucht					
Alexandrium cf. excavatum	◆		Protoperidinium denticulatum*	◆	◇
Alexandrium minutum*	◆		Protoperidinium cf. divergens	◆	◇
Diplopelta symmetrica*		◇	Protoperidinium cf. excentricum	◆	◇
Diplopsalis lenticula*	◆	◇	Protoperidinium leonis*	◆	◇
Gonyaulax polyedra*	◆	◇	Protoperidinium minutum*	◆	◇
Gonyaulax spinifera Gruppe*	◆		Protoperidinium oblongum*	◆	◇
Gymnodinium catenatum**	◆	◇	Protoperidinium pentagonum B*	◆	◇
Oblea rotunda*	◆	◇	Protoperidinium punctulatum*	◆	◇
Peridinium dalei*	◆	◇	Protoperidinium spp.	◆	◇
Polykrikos schwartzii*	◆	◇	Scrippsiella lachrymosa*		◇
Protoceratium reticulatum*	◆	◇	Scrippsiella trochoidea	◆	◇
Protoperidinium compressum*		◇	Zygabikodinium lenticulatum	◆	◇
Protoperidinium conicoides*	◆	◇	Dinocyste indet.	◆	◇
Protoperidinium conicum*	◆	◇			
Sternhaarstatoplast	◆	◇	Desmidiaceae	◆	◇

Die Cystenverteilung zeigte eine generelle Zunahme in der Artendiversität von den flacheren Bereichen zu den tieferen Gebieten und variierte für eindeutig bestimmte lebende Cysten zwischen 7 (Station L9) und 18 Arten (L6, L7, L8). Für leere Cysten betrug die Artendiversität zwischen 3 (L9) und 21 Arten (L8).

Alle vorgefundenen Arten entsprachen hinsichtlich ihrer morphologischen Ausprägung den aus Nordseesedimenten isolierten Morphotypen. Ausnahmen zeigten jedoch *Gonyaulax polyedra*, *Peridinium dalei* und *Protoceratium reticulatum*, die im Vergleich zu den Cystenfundus aus dem voll-marinen Bereich eine klare Tendenz in der Längenreduzierung ihrer Anhänge aufwiesen (Abb. 7-3). Dieses trat besonders deutlich bei *G. polyedra* und *P. reticulatum* hervor: nur etwa 10 % der Individuen besaßen vollausgebildete Anhänge, die

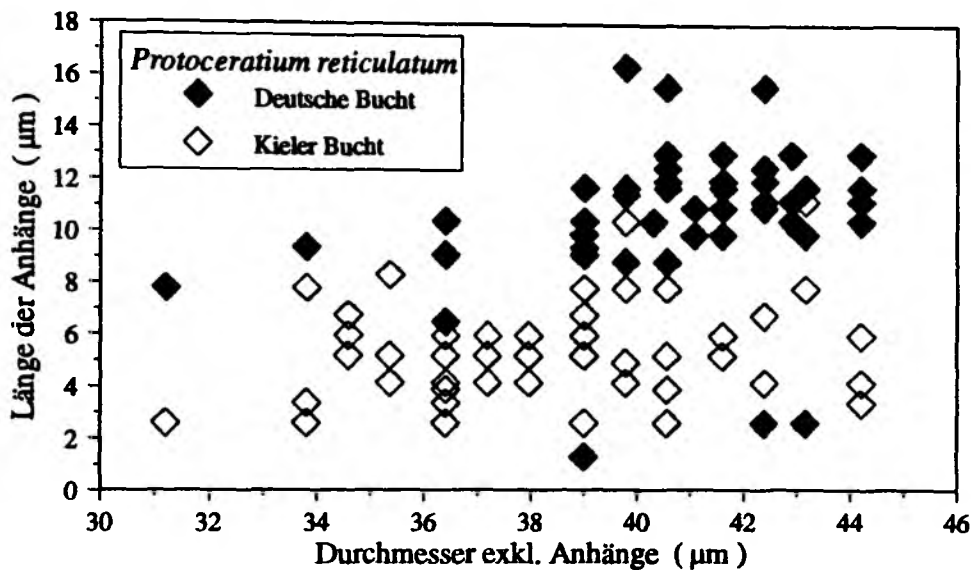


Abb. 7-4. Größenvergleich (Durchmesser und Länge der Anhänge) von *Protoceratium reticulatum*-Dauercysten, die aus rezenten Sedimenten der Kieler Bucht und der Deutschen Bucht isoliert worden sind.

mindestens  $\frac{1}{4}$  des Cystendurchmessers erreichten (Abb. 7-4). Die Cysten von *P. reticulatum* mit kurzen Anhängen sind in der paläontologischen Literatur als *Operculodinium israelianum* (Matsuoka 1985 a) bekannt, Formen mit Anhängen  $< 3 \mu\text{m}$  werden auch als "nodular" bezeichnet (Harland 1974).

In Ergänzung zu den 25 identifizierten Cystenarten traten 5 unbekannte Dinoflagellaten-Dauercystentypen in der Kieler Bucht auf. Hier war in der Literatur keine eindeutige Artzuordnung zu finden, und Keimungsexperimente blieben in diesen Fällen erfolglos (vgl. Kap. 8.1).

Es handelte sich dabei um verschiedene lebende oder leere Cysten, rund und braun mit glatter Oberfläche (33-63  $\mu\text{m}$  im Durchmesser), die entweder nicht auskeimten bzw. deren Archäopyle nicht zu erkennen war. Aufgrund ihrer Morphologie wurden sie als *Protoperidinium* spp. bestimmt.

Die restlichen 4 unbekannten Cystenformen wurden als Dinocyste indet. Typ B,C,E oder F bezeichnet (vgl. Appendix 2). Ihr Vorkommen beschränkte sich vor allem auf die tiefer gelegenen Stationen in der Kieler Bucht.

Der charakteristische "Sternhaarstatoplast", erstmals von Hensen (1887) beschrieben und durch Paläontologen klassifiziert als Akritarch mit unbekannter Motilphase, wurde leer und auch lebend auf vielen Stationen gefunden. Der Protoplast ist farblos und hat eine grobkörnige Struktur. Möglicherweise sind es Eier von Mollusken, denn die als *Pacillina arctica*,

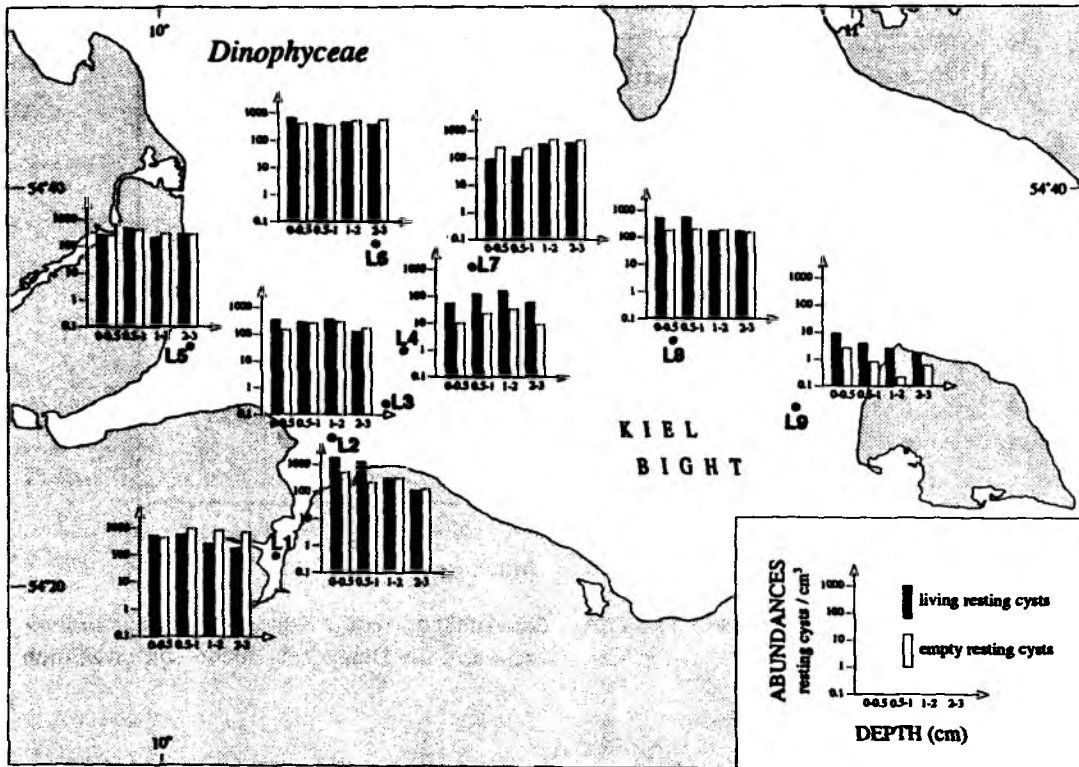


Abb. 7-5. Horizontale und vertikale Verbreitung von lebenden und leeren Dinoflagellaten-Dauercysten in den obersten Sedimentzentimetern in der Kieler Bucht (L: FK Littorina, April 1993).

Chinesenhut oder Barbierbeckenstatoplast beschriebenen sehr ähnlichen Formen (Lohmann 1910) sind Eier von der marinen Schnecke *Littorina* spp. (Tokioka 1950). Aufgrund ihrer besonderen Stellung in der geologischen Cystenliteratur wurden die Statoplasten separat mitgezählt. Insgesamt lagen die Zellzahlen des "Sternhaarstatoplasten" stets < 5 % der Gesamtcystenanzahl. Darüberhinaus wurden große cystenähnliche Objekte gefunden, die relativ farblos und mit vielen langen stacheligen Anhängen übersät waren. Andere waren gräulich in ihrer Farbe und bedeckt mit vielen kurzen Anhängen. Die meisten Zellen waren leer, aber dem Aussehen und der Größe nach scheint es sich hier um sexuell gebildete Dauerstadien von Süßwasser-Desmidiaceen (vermutlich *Staurastrum* spp. und *Cosmarium* sp.) zu handeln.

## 7.2 Allgemeine horizontale und vertikale Verbreitung

Die beprobten Sedimente im tieferen Bereich der Kieler Bucht bestanden hauptsächlich aus Schlick und einer schlickigen Sand-Station, während im flacheren Teil neben Schlick, sandigem Schlick auch 2 Sand-Stationen untersucht wurden. Tabelle 7-3 gibt hierzu einen

## Überblick.

Tab. 7-3. Variationsbreite der Gesamtabundanz lebender (◆) und leerer (◇) Dinoflagellaten-Dauercysten in den obersten 2 cm rezenter Sedimente in der Kieler Bucht, aufgegliedert nach Wassertiefe und Sedimenttyp mit Gehalt an organischer Substanz (Angaben in  $\text{cm}^{-3}$ ).

Kieler Bucht								
	Wassertiefe < 20m				Wassertiefe ≥ 20m			
Sediment	Station	organischer Gehalt (%)	◆	◇	Station	organischer Gehalt (%)	◆	◇
Schlick	L1	16,1	470,9	730,8	L2	12,1	1171,7	372,9
	L3	11,3	330,5	225,0	L6	13,7	500,8	412,6
					L8	6,9	428,0	191,4
sandiger Schlick	L7	10,5	182,8	324				
schlickiger Sand					L5	3,3	331,5	315,2
Sand	L4	0,3	117,6	23,2				
	L9	0,4	5,1	1,3				

Tab. 7-5. Variationsbreite der Gesamtabundanz lebender (◆) und leerer (◇) Dinoflagellaten-Dauercysten in den obersten 3 cm rezenter Sedimente in der Kieler Bucht, aufgegliedert nach Sedimenttyp und -horizont (Angaben in  $\text{cm}^{-3}$ ).

Kieler Bucht									
		Horizont							
		0-0,5 cm		0,5-1 cm		1-2 cm		2-3 cm	
Sediment	Station	◆	◇	◆	◇	◆	◇	◆	◇
Schlick	L1	553,8	429,4	587,7	971,9	271,2	791,1	195,9	708,2
	L2	1876,0	542,5	1310,9	226,0	327,7	316,4	120,5	128,1
	L3	344,7	141,3	288,2	248,6	358,7	285,0	126,3	166,2
	L6	658,7	393,9	391,8	346,6	452,0	497,2	391,8	542,4
	L8	536,0	180,8	565,1	203,4	175,2	186,5	180,8	155,0
sandiger Schlick	L7	94,7	256,2	122,1	226,0	331,5	489,7	366,2	452,0
schlickiger Sand	L5	278,8	252,4	497,3	406,8	218,5	286,3	301,4	278,8
Sand	L4	58,2	10,2	128,8	23,7	165,7	35,8	60,3	9,4
	L9	9,0	2,6	3,8	0,8	2,6	0,2	1,5	0,6



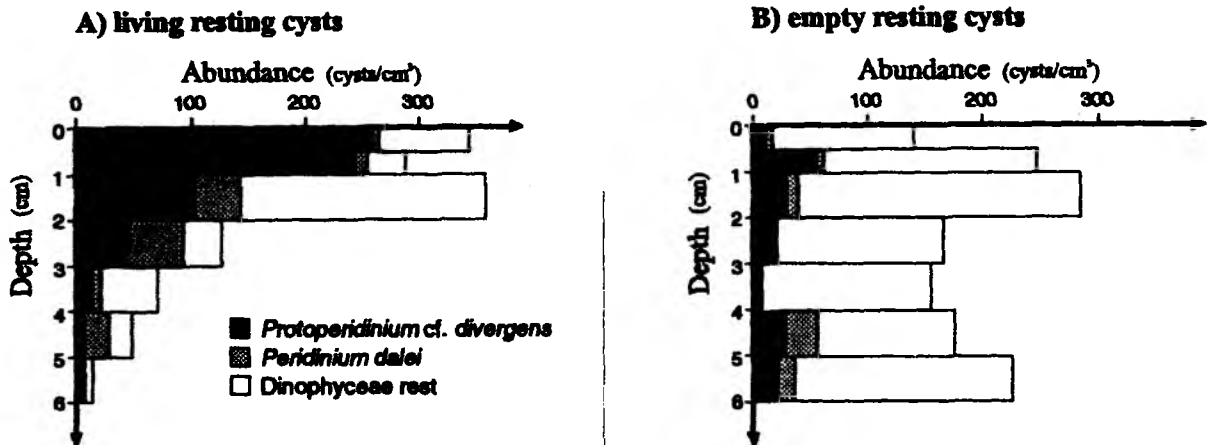


Abb. 7-6. Vertikale Verteilung von lebenden und leeren Dinoflagellaten-Dauercysten an Station L3, April 1993.

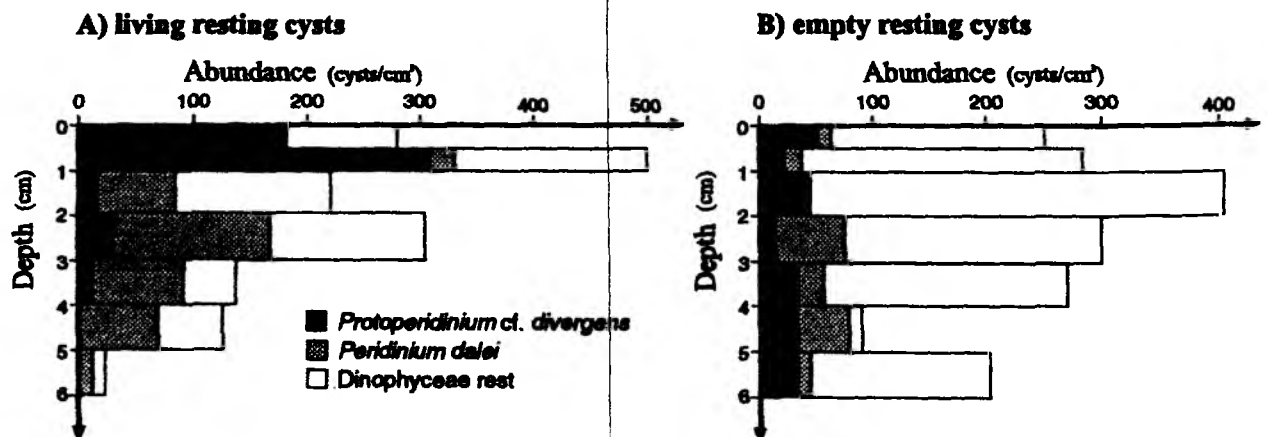


Abb. 7-7. Vertikale Verteilung von lebenden und leeren Dinoflagellaten-Dauercysten an Station L5, April 1993.

Dinoflagellaten waren an allen Stationen in der Kieler Bucht und in allen analysierten Sedimenthorizonten verbreitet. In ihrer quantitativen Verbreitung wurden jedoch horizontale und vertikale Unterschiede deutlich, die z.T. mit unterschiedlicher Sedimentbeschaffenheit einhergingen.

Wie die Artenvielfalt, so zeigten auch die Cystenabundanzen starke regionale Unterschiede, die durch eine generelle Zunahme mit der Wassertiefe gekennzeichnet waren (Tab. 7-3).

Die sedimentspezifische Verteilung zeigte im Gegensatz zu den Verhältnissen in der Deutschen Bucht (vgl. Kap. 4.2), die durch maximale Abundanzen im sandigen Schlick geprägt waren, eine dichtere Besiedlung im reinen Schlicksediment. Die Abundanz lebender bzw. leerer Cysten kann jedoch um mehrere 100 % schwanken.

Beim Vergleich des Verhältnisses lebender zu leeren Cysten in ihrer Gesamtheit zeigte sich die Tendenz, daß die lebenden Cysten anzahlmäßig in den obersten 2 cm leicht dominierten.

Die Verteilung lebender bzw. leerer Cysten in den einzelnen Tiefenhorizonten zeigte ein heterogenes Besiedlungsmuster. Im schlickigen Sand wie auch in reinen Schlick- und Sandsedimenten wird der oberste Sedimentzentimeter fast ausschließlich von lebenden Cysten dominiert; im sandigen Schlick herrschten dagegen leere Cysten anteilmäßig vor (Tab. 7-4; Abb. 7-5). Diese unterschiedlichen Verhältnisse von lebenden zu leeren Cysten lassen sich hauptsächlich auf eine einzige Cystenform (*Protoperidinium cf. divergens*) zurückführen (vgl. Kap. 7.3).

So zeigte auch eine detaillierte Cystenanalyse bis in 6 cm Tiefe, die exemplarisch an einer flachen Station (L3) und einer tiefer gelegenen Station (L5) durchgeführt wurde, daß an der tieferen Station die Besiedlung mit lebenden (maximal 500 Cysten  $\text{cm}^{-3}$ ) und mit leeren Cysten (maximal 400 Zellen  $\text{cm}^{-3}$ ) deutlich höher war (Abb. 7-6 & 7-7). Die Vertikalverteilung zeigte an der flacheren Station insgesamt kaum Unterschiede in der Cystenbesiedlung bis in den 2 cm-Horizont. Dagegen fand sich an der tieferen Station im Sedimenthorizont 0,5-1 cm ein ausgeprägtes Abundanzmaximum. An beiden Stationen nahm unterhalb von 3 cm Tiefe der Anteil an lebenden Cysten rapide ab. Leere Cysten wiesen hingegen an beiden Entnahmepunkten deutliche Maxima im Horizont 1-2 cm und 7-6 cm auf. Die spezifische Vertikalverteilung der Cysten gestattet Rückschlüsse auf die unterschiedlichen Prozesse, die für die Abundanzmuster der Cysten maßgeblich sind (vgl. Kap. 9.2).

### 7.3 Horizontale und vertikale Verbreitung auf Artniveau

Die Dauercystenflora der Kieler Bucht war charakterisiert durch die Dominanz von *Protoperidinium cf. divergens* und das häufige Auftreten von *P. punctulatum*, *Protoceratium reticulatum*, *Peridinium dalei*, *Oblea rotunda* und *Protoperidinium pentagonum*.

Es ist zu vermuten, daß zumindest die fremden Arten, die als Cyste regelmäßig auftraten (*Gymnodinium catenatum*, *P. dalei*, *Protoperidinium denticulatum*, *P. punctulatum*), zur Phytoplanktongemeinschaft der westlichen Ostsee gehören. Dies ist im Falle der potentiell toxischen Art *G. catenatum* und im Hinblick auf den Nachweis von lebenden *Alexandrium minutum*-Cysten von besonderer Relevanz, da beide Formen als sehr problematisch für die Muschelfischerei gelten (eine ausführliche Diskussion zum Nachweis von *A. minutum* bzw.

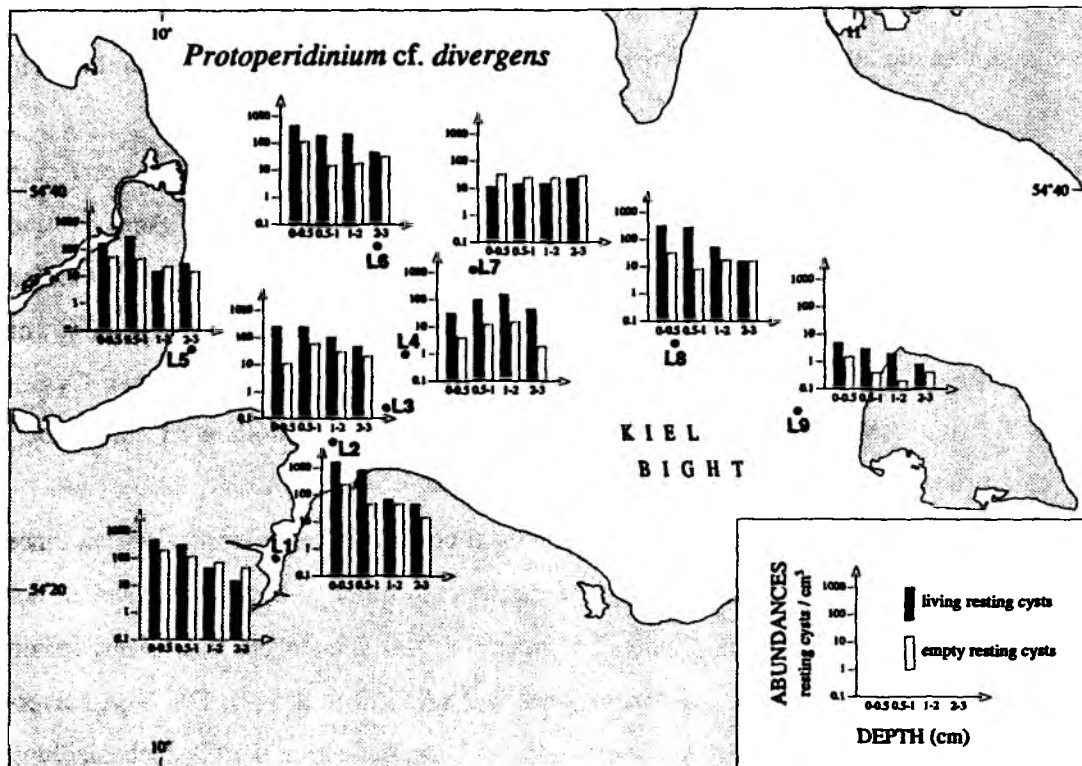


Abb. 7-8. Horizontale und vertikale Verbreitung von lebenden und leeren *Protoperidinium cf. divergens*-Dauercysten in den obersten Sedimentzentimetern in der Kieler Bucht (L: FK Littorina, April 1993).

*G. catenatum* ist zu finden in Kap. 9.1 bzw. 9.3).

Im nachfolgenden wird die Verbreitung mehrerer Arten detailliert vorgestellt, die nach den Gesichtspunkten - Dominanz, Dominanz in anderen Seegebieten, Toxizität oder für das Untersuchungsgebiet unbekannt - ausgesucht wurden. Im einzelnen handelt es sich hierbei um die bestandsbildende Art *Protoperidinium cf. divergens* sowie die bisher im Plankton der Kieler Bucht nicht nachgewiesene Art *Peridinium dalei* und die potentiell toxische Art *Gymnodinium catenatum*. Für den Vergleich mit den Verhältnissen in der Deutschen Bucht wird weiterhin die Verteilung der in der Nordsee vorherrschenden Cystenart *Scrippsiella trochoidea* beschrieben.

***Protoperidinium cf. divergens*** (Abb. 7-8): Auf allen Stationen in der Kieler Bucht dominierten lebende Cysten dieser Art die Cystengemeinschaft. Als einzige Art konnte sie in allen untersuchten Sedimenthorizonten, auch auf sandigen Stationen, nachgewiesen werden. Die meisten lebenden und leeren Cysten fanden sich im obersten Sedimentzentimeter, wobei *P. cf. divergens* an Station L2 mit einer Maximalabundanz von 1695 Zellen  $\text{cm}^{-3}$  im obersten

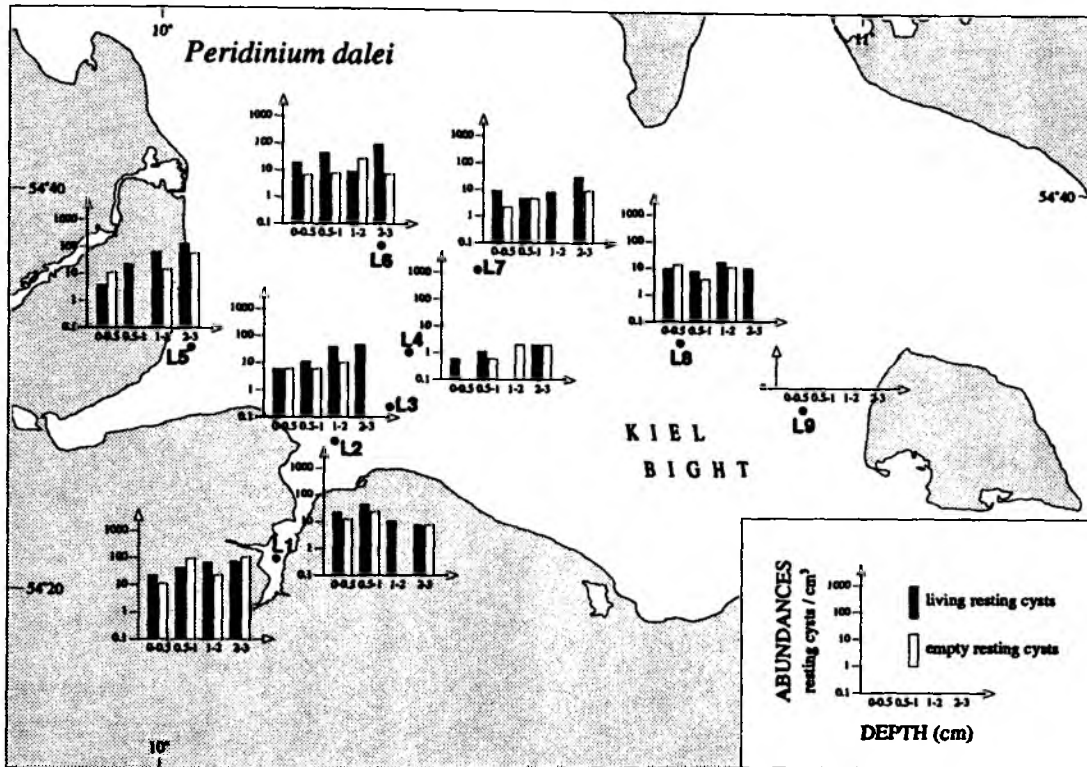


Abb. 7-9. Horizontale und vertikale Verbreitung von lebenden und leeren *Peridinium dalei*-Dauercysten in den obersten Sedimentzentimetern in der Kieler Bucht (L: FK Littorina, April 1993).

halben Sedimentzentimeter über 90 % an der Gesamtcystenanzahl stellt. Möglicherweise war dies das Resultat einer kürzlich sedimentierten Blüte. Insgesamt ist das Verhältnis lebender zu leeren Cysten in fast allen Sedimenthorizonten  $> 1$ . Dieses charakteristische Besiedlungsmuster fand sich auch bei der detaillierten Analyse bis in 6 cm Sedimenttiefe, wo vor allem andere Vertreter aus der Gattung *Protoperidinium* die Hauptanzahl an leeren Cysten stellten (Abb. 7-6 & 7-7).

*Peridinium dalei* (Abb. 7-9): Mit Ausnahme einer Sandstation (L9) wurde die bisher im Plankton nicht beobachtete Art *P. dalei* an allen Stationen und in nahezu allen Sedimenthorizonten als lebende und als leere Cyste gefunden. Im Gegensatz zu vielen anderen Formen lag bei dieser Art das Hauptverbreitungsgebiet in der Kieler Förde. Insgesamt betrachtet waren lebende *P. dalei*-Cysten häufiger als leere. Es muß jedoch bedacht werden, daß leere Cysten leicht kollabieren und daher nicht mehr eindeutig zu erkennen sind.

*Gymnodinium catenatum* (Abb. 7-10): Die für Nordeuropa bislang unbekannte toxische Art *G. catenatum* konnte als lebende und leere Cyste auch in rezenten Sedimenten der Kieler Bucht nachgewiesen werden. Diese Art zeigte hier mit bis zu 17 lebenden Cysten  $\text{cm}^{-3}$  im

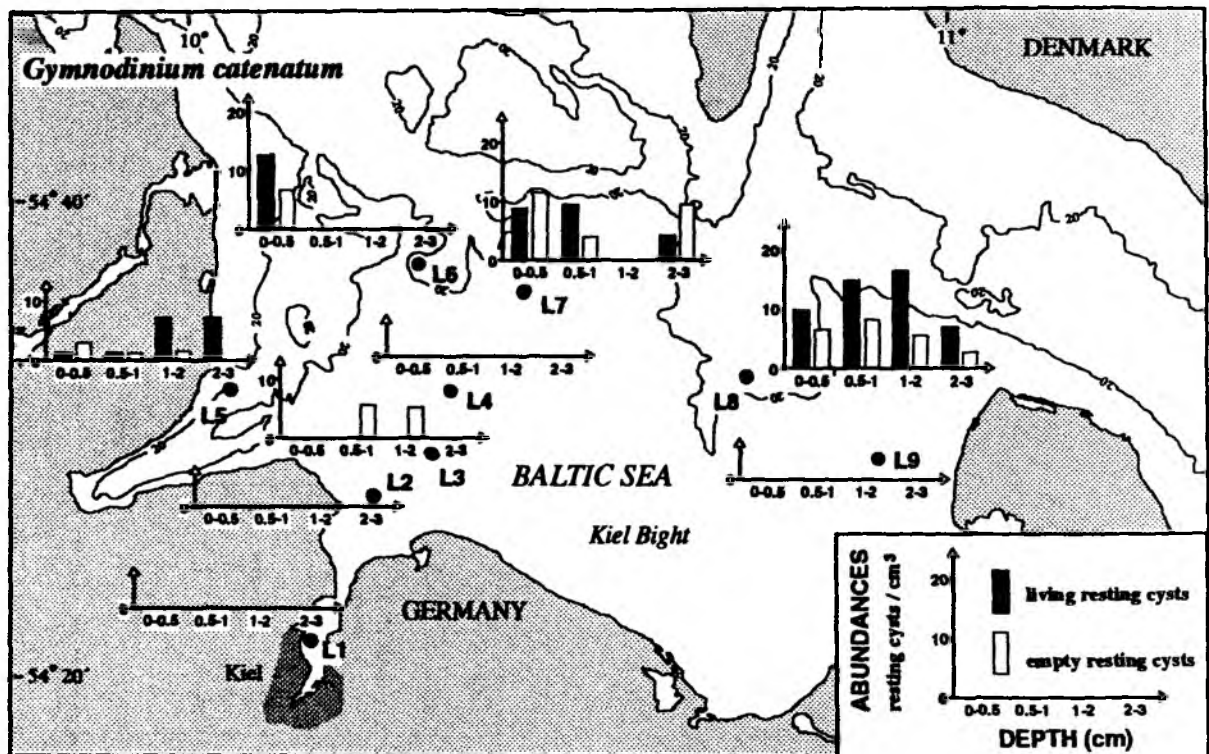


Abb. 7-10. Horizontale und vertikale Verbreitung von lebenden und leeren *Gymnodinium catenatum*-Dauercysten in den obersten Sedimentzentimetern in der Kieler Bucht (L: FK Littorina, April 1993).

Vergleich zur Deutschen Bucht mit 9 lebenden Cysten  $\text{cm}^{-3}$  eine höhere Maximalabundanz. Im Gegensatz zu *P. dalei* liegt das Hauptverbreitungsgebiet von *G. catenatum* im tieferen Bereich der Kieler Bucht. Hier wurden in fast allen untersuchten Sedimenthorizonten lebende und leere Cysten gefunden. Das Verhältnis lebender zu leeren Cysten betrug meistens  $>1$ . In den flacheren Bereichen war das Vorkommen von *G. catenatum* auf eine Station beschränkt, wo jedoch nur leere Cysten auftraten.

*Scrippsiella trochoidea* (Abb. 7-11): Die in Kapitel 3.3 für *S. trochoidea* beschriebene Dominanz in rezenten Nordseesedimenten ist in der Kieler Bucht nicht zu finden. Auf den meisten Stationen ist diese Art überhaupt nicht nachzuweisen gewesen, und auch bei Funden waren niemals alle Sedimenthorizonte besiedelt. Sie erreichten bei den lebenden und auch bei den leeren Cysten nie mehr als 13 % der Gesamtcystenanzahl. Andere *Scrippsiella* Arten traten mit Ausnahme von leeren *S. lachrymosa* Cysten nicht auf.

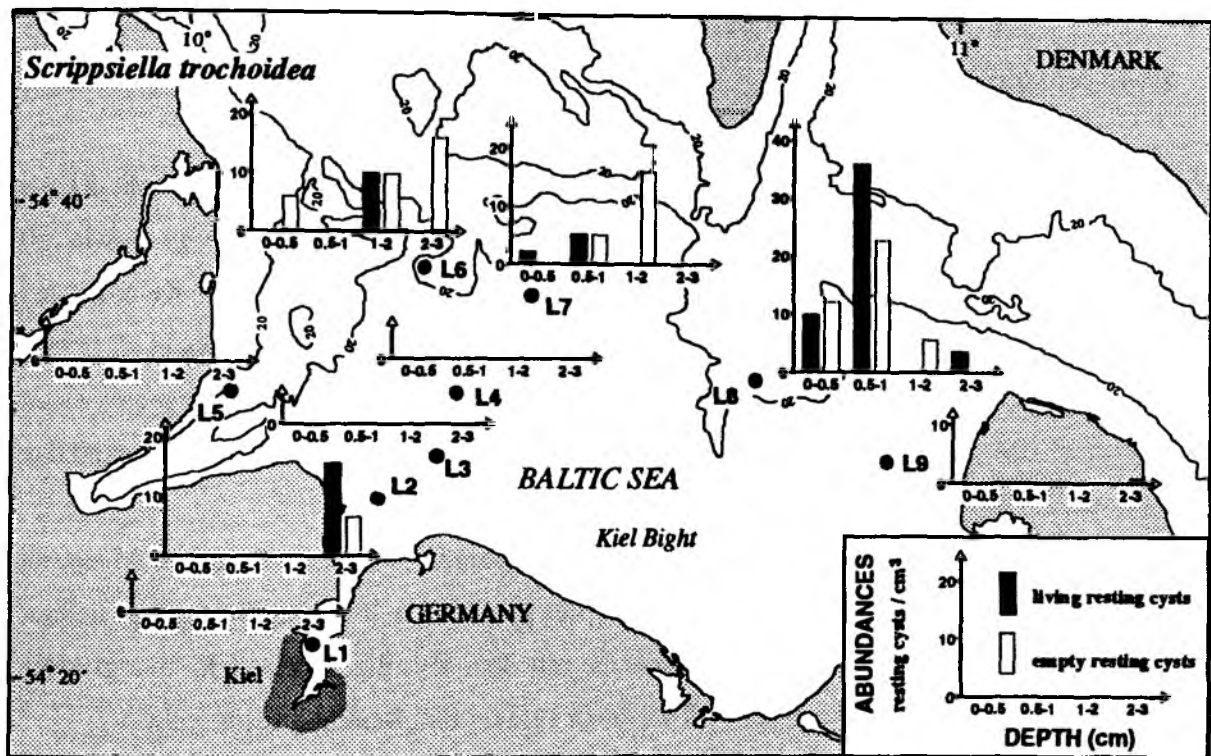


Abb. 7-11. Horizontale und vertikale Verbreitung von lebenden und leeren *Scrippsiella trochoidea*-Dauercysten in den obersten Sedimentzentimetern in der Kieler Bucht (L: FK Littorina, April 1993).

## 8. KEIMUNGSEXPERIMENTE

### 8.1 Ergebnisse

Im Rahmen der Laborexperimente wurden 28 Cystenformen aus der Deutschen Bucht, 23 aus der Kieler Bucht, 21 aus dem Salzwasserbiotop des Beltringharder Koogs sowie 10 Cystenformen aus dem Speicherbecken des Dithmarscher Speicherkoogs auf Keimung bei Raumtemperatur nach den Richtlinien für Cystenuntersuchungen von Matsuoka et al. (1989) getestet. Die Tabellen 8-1 bis 8-4 geben für das jeweilige Untersuchungsgebiet einen Überblick der untersuchten Cystenformen, der verwendeten Medien und des maximalen Rekrutierungserfolges.

Für die einzelnen Cystenformen wurde je nach Verfügbarkeit eine unterschiedliche Menge an Parallelproben angesetzt. Um eine Abschätzung des potentiellen Keimungserfolges zu liefern, sind in den Tabellen jeweils nur die Versuche mit dem jeweiligen besten Keimungserfolg aufgeführt. In Kontrollansätzen bei 4 °C wurde in keinem Fall Keimung festgestellt.

Dinoflagellaten-Dauercysten und Keimung lassen sich aufgrund der erzielten Ergebnisse folgendermaßen charakterisieren:

- Ein wichtiger Faktor für die Keimung ist die Nichtkeimfähigkeitsperiode, während der keine Keimung trotz optimaler Bedingungen möglich ist.
- Das Phänomen Keimung ist für sich betrachtet vermutlich temperatur- jedoch nicht salinitäts- oder nährstoffabhängig. Salzgehalt und Nährsalzkonzentrationen beeinflussen aber nachhaltig die weitere Entwicklung des ausgeschlüpften Protoplasten.
- Anhand des Keimungserfolges und der Weiterentwicklung der vegetativen Zelle besteht die Möglichkeit, einzelne Arten in verschiedene Ökotypen bzw. Varianten aufzugliedern.
- Verschiedene Cystenformen, die von einer Art ausgebildet werden, können jeweils einen bestimmten Ökotyp bzw. eine Variante repräsentieren.

Speziell ergaben sich für die einzelnen Cystenarten folgende Rekrutierungscharakteristika (in taxonomischer Reihenfolge):

***Alexandrium minutum*:** Aufgrund des spärlichen Materials konnten nur wenige Ansätze durchgeführt werden, die jedoch einen negativen Befund erbrachten (Tab. 8-2) (Keimungserfolg: 25 %). Eine vollständige Motilzelle wurde in keinem Falle ausgebildet.

Tab. 8-1. Keimungsexperimente mit Dinoflagellaten-Dauercysten aus der Deutschen Bucht unter Verwendung verschiedener Medien mit Angabe ihrer jeweiligen Salinität (DB = Deutsche Bucht; KB = Kieler Bucht; BI = Salzwasserbiotop Beltringharder Koog; DSP = Speicherbecken Dithmarscher Speicherkoog; weitere Abkürzungen siehe Kap. 3.2.5).

Deutsche Bucht							
Art	Medium						
	DB	DB f/2	DB erd	KB	KB f/2	BI	DSP
	32,2 PSU	≈32,2 PSU	≈30,5 PSU	15,6 PSU	≈15,6 PSU	19,4 PSU	9,8 PSU
<i>Diplopsalis lenticula</i>	++	+++	n.d.	n.d.	++	n.d.	++
<i>Gonyaulax digitalis</i>	-	-	n.d.	n.d.	-	n.d.	n.d.
<i>Gonyaulax polyedra</i>	++	++	n.d.	n.d.	++	n.d.	n.d.
<i>Gonyaulax spinifera</i>	-	-	n.d.	n.d.	-	n.d.	n.d.
<i>Gymnodinium catenatum</i>	++	++	+++	n.d.	++	++	+
<i>Oblea rotunda</i>	++	++	n.d.	++	n.d.	++	++
<i>Peridinium dalei</i>	++	+++	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
<i>Pheopolykrikos hartmannii</i>	++	++	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
<i>Polykrikos schwartzii</i>	++	++	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
<i>Protoceratium reticulatum</i>	++	++	n.d.	-	++	++	++
<i>Protoperidinium conicoides</i>	n.d.	++	n.d.	+	-	n.d.	-
<i>Protoperidinium denticulatum</i>	n.d.	++	n.d.	n.d.	+	n.d.	+
<i>Protoperidinium leonis</i>	n.d.	++	n.d.	+	+	n.d.	+
<i>Protoperidinium minutum</i>	n.d.	++	n.d.	n.d.	++	n.d.	+
<i>Protoperidinium oblongum</i>	n.d.	++	n.d.	++	++	n.d.	++
<i>Protoperidinium pentagonum Typ A</i>	n.d.	++	n.d.	n.d.	-	n.d.	+
<i>Protoperidinium pentagonum Typ B</i>	n.d.	+	n.d.	n.d.	++	n.d.	n.d.
<i>Protoperidinium punctulatum</i>	n.d.	++	n.d.	n.d.	++	n.d.	++
<i>Scrippsiella lachrymosa</i>	+++	+++	n.d.	+	+	++	-
<i>Scrippsiella trifida</i>	-	-	n.d.	n.d.	n.d.	-	-
<i>Scrippsiella trochoidea</i>	+++	+++	n.d.	n.d.	++	++	++
<i>Zygabikodinium lenticulatum</i>	++	++	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
Dinocyste indet. Typ A	-	-	n.d.	n.d.	-	n.d.	-
Dinocyste indet. Typ C	-	-	n.d.	n.d.	-	n.d.	-
Dinocyste indet. Typ F	-	-	n.d.	n.d.	-	n.d.	-
Dinocyste indet. Typ G	-	-	n.d.	n.d.	-	n.d.	-
Dinocyste indet. Typ I	-	-	n.d.	n.d.	-	n.d.	-
Dinocyste indet. Typ J	-	++	n.d.	n.d.	-	n.d.	-
- nicht gekeimt innerhalb von 2 Wochen	+ gekeimt, aber keine vollständige Motilzelle ausgebildet						
	++ gekeimt, aber höchstens zwei Motilzellen ausgebildet						
n.d. keine Untersuchung durchgeführt	+++ gekeimt und mehr als zwei Motilzellen ausgebildet						

***Diplopsalis lenticula*:** Diese Art keimte bei allen getesteten Salinitäten (10, 16 & 32 PSU) und bildete jeweils auch vollständige vegetative Zellen aus (Keimungserfolg: 100 %). Bei mit Nährsalzen angereichertem Inkubationswasser wurde ein stärkeres Zellwachstum beobachtet.



Tab. 8-2. Keimungsexperimente mit Dinoflagellaten-Dauercysten aus der Kieler Bucht unter Verwendung verschiedener Medien mit Angabe ihrer jeweiligen Salinität (DB = Deutsche Bucht; KB = Kieler Bucht; BI = Salzwasserbiotop Beltringharder Koog; DSP = Speicherbecken Dithmarscher Speicherkoog; weitere Abkürzungen siehe Kap. 3.2.5).

Kieler Bucht							
Art	Medium						
	DB	DB f/2	DB erd	KB	KB f/2	BI	DSP
	32,2 PSU	≈32,2 PSU	≈30,5 PSU	15,6 PSU	≈15,6 PSU	19,4 PSU	9,8 PSU
<i>Alexandrium minutum</i>	n.d.	n.d.	n.d.	-	+	n.d.	n.d.
<i>Diplopalis lenticula</i>	n.d.	+++	n.d.	n.d.	++	n.d.	++
<i>Gonyaulax polyedra</i>	n.d.	n.d.	n.d.	++	++	n.d.	-
<i>Gonyaulax spinifera</i>	n.d.	n.d.	n.d.	++	++	n.d.	n.d.
<i>Gymnodinium catenatum</i>	n.d.	n.d.	+++	++	++	n.d.	+
<i>Oblea rotunda</i>	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	++	n.d.	n.d.
<i>Peridinium dalei</i>	n.d.	n.d.	n.d.	++	+++	n.d.	n.d.
<i>Polykrikos schwartzii</i>	n.d.	n.d.	n.d.	++	++	n.d.	n.d.
<i>Protoceratium reticulatum</i>	n.d.	n.d.	n.d.	++	++	n.d.	n.d.
<i>Prorocentrum conoides</i>	n.d.	n.d.	n.d.	-	+	n.d.	+
<i>Protoperidinium conicum</i>	++	++	n.d.	++	++	n.d.	-
<i>Protoperidinium denticulatum</i>	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	++	n.d.	n.d.
<i>Protoperidinium cf. divergens</i>	n.d.	-	n.d.	-	-	-	-
<i>Protoperidinium leonis</i>	n.d.	+	n.d.	n.d.	++	n.d.	n.d.
<i>Protoperidinium minutum</i>	n.d.	n.d.	n.d.	++	++	n.d.	n.d.
<i>Prorocentrum oblongum</i>	n.d.	n.d.	n.d.	++	+++	n.d.	n.d.
<i>Prorocentrum parvum</i> Typ B	n.d.	+	n.d.	++	++	n.d.	++
<i>Protoperidinium punctulatum</i>	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	++	n.d.	-
<i>Zygabikodinium lenticulatum</i>	n.d.	-	n.d.	-	-	n.d.	n.d.
Dinocyste indet. Typ F	n.d.	-	n.d.	-	-	n.d.	-
Dinocyste indet. Typ G	n.d.	-	n.d.	-	-	n.d.	-
Dinocyste indet. Typ I	n.d.	-	n.d.	-	-	n.d.	n.d.
Dinocyste indet. Typ L	n.d.	n.d.	n.d.	-	n.d.	n.d.	n.d.
- nicht gekeimt innerhalb von 2 Wochen	+ gekeimt, aber keine vollständige Motilzelle ausgebildet						
	++ gekeimt, aber höchstens zwei Motilzellen ausgebildet						
n.d. keine Untersuchung durchgeführt	+++ gekeimt und mehr als zwei Motilzellen ausgebildet						

***Gonyaulax digitalis*:** Diese nur aus Nordsee-Sedimenten isolierte Form zeigte unter den getesteten Salzgehaltsbedingungen und Nährsalzkonzentrationen keinen Keimungserfolg (Tab. 8-1) (Keimungserfolg: 0 %). Es ist zu vermuten, daß die endogen festgelegte Periode der Nichtkeimfähigkeit noch nicht abgelaufen war, denn Wall & Dale (1968 a) beobachteten bei dieser Art eine überdurchschnittlich gute Keimungsrate.

***Gonyaulax polyedra*:** Fast alle getesteten Individuen keimten über das gesamte Salinitätspektrum, bildeten aber nie mehr als zwei vegetative Zellen aus (Keimungserfolg: 75 %).

*Gonyaulax spinifera*: Im Gegensatz zu den Nordsee-Individuen keimten die aus Kieler Bucht-Sedimenten isolierten Cysten im Wasser des Herkunftsgebietes aus, bildeten aber nie mehr als zwei vegetative Zellen aus (Keimungserfolg: 25 %).

*Gymnodinium catenatum* (Abb. 8-1): Die aus Sedimenten der Deutschen Bucht, der Kieler Bucht und dem Beltringharder Koog isolierten Cysten von *G. catenatum* konnten jeweils mit Wasser der Untersuchungsgebiete zum Auskeimen gebracht werden (Tab. 8-1, 8-2 & 8-3) (Keimungserfolg: 64 %). Nach den vorliegenden Ergebnissen sind vegetative Zellen dieser Art über einen Salinitätsbereich von etwa 15 bis 32 PSU tolerant, unterhalb von 10 PSU wurde jedoch von dem auskeimenden Protoplast keine vollständige vegetative Zelle mehr ausgebildet. Dieses steht im Einklang mit den Untersuchungen von Ellegaard et al. (1993), die Nullwachstum von gekeimten dänischen *G. catenatum* Zellen bei 9°C und 15°C bei einer Salinität von 10 PSU und einem 16:8 Stunden hell:dunkel Rhythmus ( $70 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) fanden. Der dänische Stamm wurde nicht bei unterschiedlichen Beleuchtungsstärken getestet; Aber durch Untersuchungen am tasmanischen Stamm von *G. catenatum* konnte gezeigt werden, daß verschiedene Lichtstärken ( $50\text{-}300 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) bei einem 12:12 Stunden hell:dunkel Rhythmus keine nennenswerten Effekte auf das vegetative Wachstum dieser Art besitzen (Blackburn et al. 1989). Das in der vorliegenden Untersuchung nachgewiesene bessere Wachstum der geschlüpften Zellen in Seewasser, das mit Sedimentbodenextrakten angereichert war, wurde auch durch Blackburn et al. (1989) und Carrada et al. (1991) festgestellt. Obwohl *G. catenatum* als kettenbildende Form mit bis zu 32 oder teilweise sogar 64 hintereinandergereihten Zellen aus vielen Meeresgebieten beschrieben und gezüchtet ist (u.a. Anderson et al. 1988, Blackburn et al. 1989, Ikeda et al. 1989, Morey-Gaines 1982), konnten aus nordeuropäischen Cysten trotz ähnlicher Versuchsbedingungen nur Zellpaare gezüchtet werden (cf. Ellegaard et al. 1993). Möglicherweise sind hierfür subtilere Unterschiede im Seewasser oder Erdextrakt verantwortlich. Unter suboptimalen Milieubedingungen bildet die langkettige *G. catenatum* oftmals nur einzelne Zellen aus (Blackburn et al. 1989). Es ist jedoch nicht auszuschließen, daß sich hinter der nordeuropäischen *G. catenatum* vielleicht auch eine neue Ökotype bzw. eine nicht-kettenbildende Variante verbirgt.

*Oblea rotunda*: Diese Art keimte bei allen getesteten Salzgehalten und zeigte im Keimungserfolg keinen Unterschied zwischen den einzelnen Medien (Keimungserfolg: 72 %). Es wurden nie mehr als zwei Zellen ausgebildet, was höchstwahrscheinlich auf die Ernährungs-

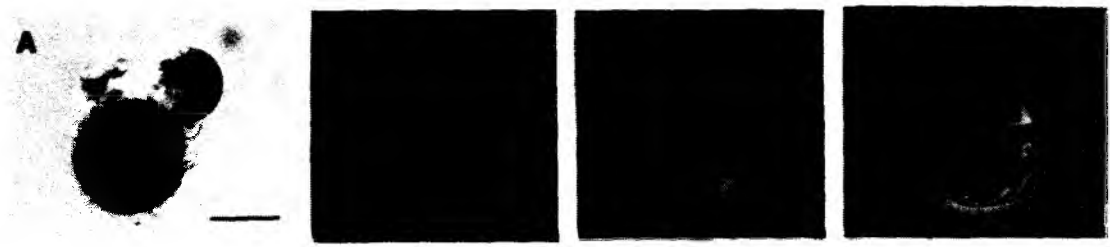


Abb. 8-1. *Gymnodinium catenatum*. (A) Unbeschalter Protoplast schlüpft aus Dauercyste. (B) Leere Dauercyste mit stufenähnlicher Fraktur am Archäopylenrand (Typ "chasmic" nach Matsuoka 1985 b). (C) Ausgekeimter Protoplast im 1-Zellstadium, Planomeiocyte. (D) Vegetative Zelle mit leicht geschrumpften Protoplast und sichtbarer Pellikelhülle (Pfeil). Maßstrich: 18  $\mu\text{m}$  in (A,C,D), 20  $\mu\text{m}$  in (B).

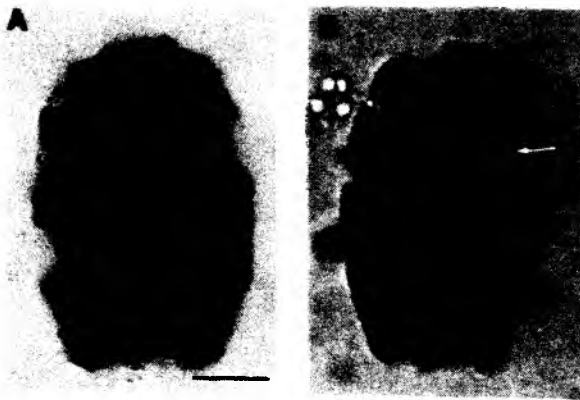


Abb. 8-2. *Polykrikos schwartzii*. (A) Lebende Dauercyste. (B) Lebende Dauercyste kurz vor dem Schlüpfen, Protoplast besitzt nur ein Cingulum (Pfeil). Maßstrich: 18  $\mu\text{m}$  in (A,B).



Abb. 8-3. *Protoperidinium minutum*. (A) Leere Dauercyste. (B) Gekeimte vegetative Zelle, medianer Fokus. (C) Vegetative Zelle mit kleinem Flügel an der Hypotheka. Maßstrich: 18  $\mu\text{m}$  in (A-C).

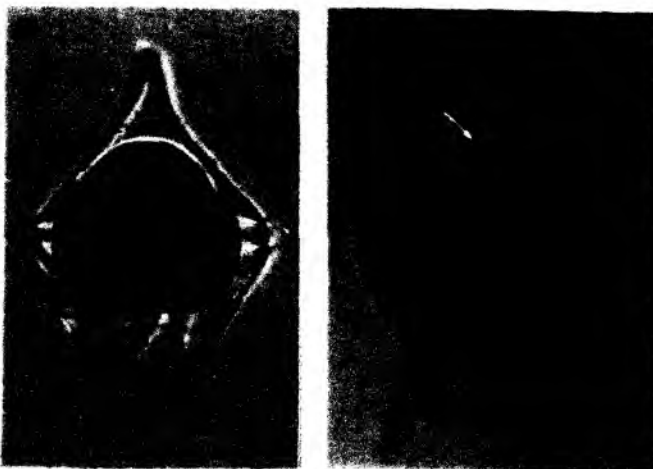


Abb. 8-4. *Protoperidinium oblongum*. (A) Vegetative Zelle (Planozygote) mit fertig ausgebildeter Dauercyste innerhalb der Theke. (B) Gekeimte vegetative Zelle, Plano-meocyte mit rotem Körper (Öl?) (Pfeil). Maßstrich: 18  $\mu\text{m}$  in (A), 20  $\mu\text{m}$  in (B).

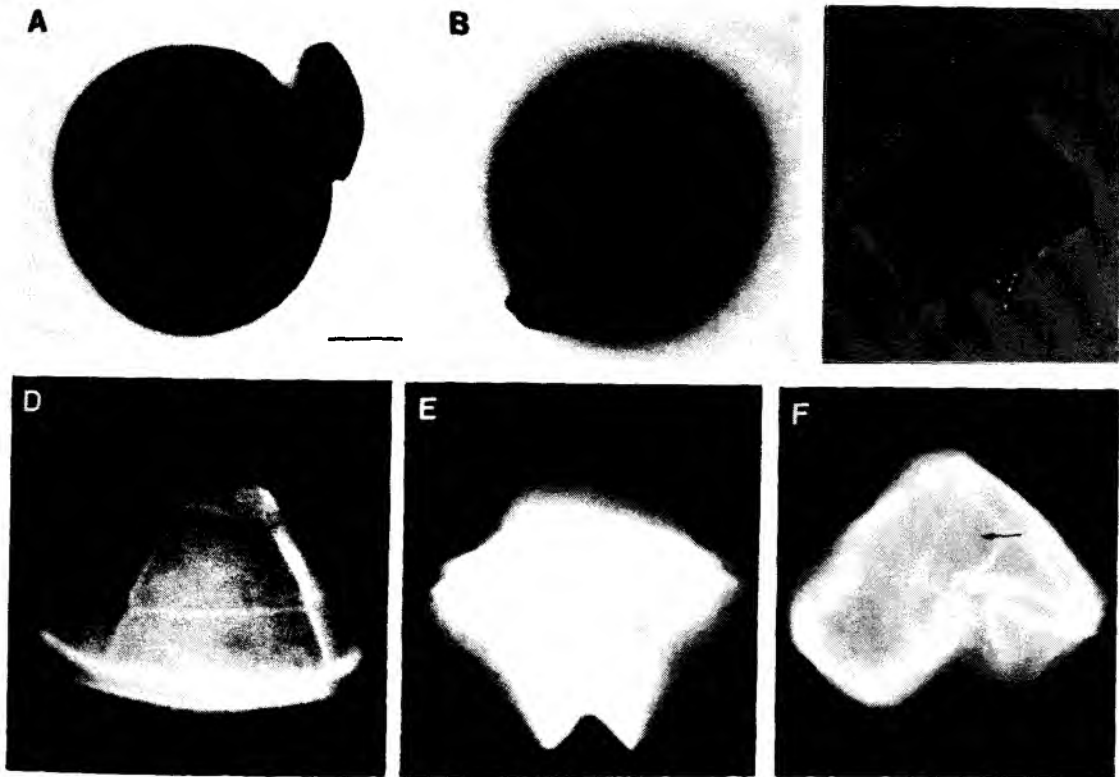


Abb. 8-5. *Protoperidinium pentagonum* Typ B. (A) Leere Cyste. (B) Leere Cyste mit großem hexagonalem Operculum. (C) Gekeimte vegetative Zelle mit stark versetzter Querfurche. (D-G) Epifluoreszenz durch Calcofluor einer gekeimten vegetativen Zelle. (D) Dorsal Ansicht mit großer hexagonaler Interkalarplatte 2a der Epitheka (Pfeil). (E) Dorsal Ansicht mit 3''', 1''' und 2''' Antapikalplatten der Hypotheka. (F) Ventral Ansicht mit 1' Orthoplate der Epitheka (Pfeil). Maßstrich: 18 µm in (C-F), 20 µm in (A,B).



Abb. 8-6. *Protoperidinium punctulatum*. (A) Leere Cyste mit hexagonaler Archæopyle. (B-D) Gekeimte vegetative Zelle. (B) Stachelige Oberflächenstruktur der Theke im medianen Fokus. (C) Detail des Plattenmusters der Epitheka mit 1' Apikalplatte (Pfeil). (D) Dorsal Ansicht der Sulcus- und Cingulum-Region. Maßstrich: 18 µm in (A-D).

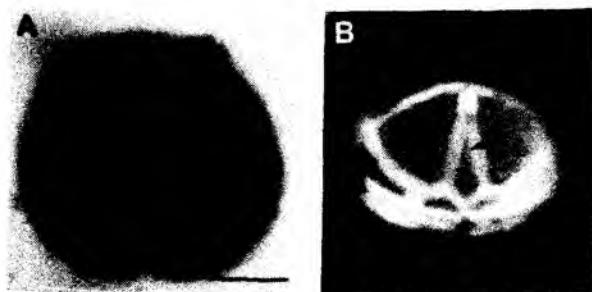


Abb. 8-7. *Zygaibikodinium lenticulatum*. (A) Lebende Dauerzyste mit noch umgebender Thekenhülle der Planozygote, Apikalansicht. (B) Epifluoreszenz durch Calcofluor einer gekeimten vegetativen Zelle; ventral Ansicht der Epitheka mit Apikalporus und 1' Apikalplatte (Pfeil). Maßstrich: 18 µm in (A,B).

weise der Art zurückzuführen ist: Die heterotrophe *O. rotunda* nimmt über "pallium feeding" vorwiegend kleine Algen auf (Tillmann pers. Mitt.), die im Inkubationswasser jedoch nicht vorhanden waren. Bei abnehmendem Nahrungsangebot und genügend hoher eigener Zellkonzentration vermehrt sich diese Art nicht weiter durch vegetative Zweiteilung, sondern fängt verstärkt an, Dauercysten auszubilden (Tillmann & Nehring in Vorber.).

***Peridinium dalei*:** Bei den getesteten Salinitäten ( $\approx 16, 19$  &  $32$  PSU) wurden mindestens zwei Zellen nach Keimung ausgebildet (Keimungserfolg:  $69\%$ ). Bei mit Nährsalzen angereicherten Inkubationswasser wurde ein stärkeres Zellwachstum beobachtet.

***Pheopolykrikos hartmannii*:** Aufgrund der spärlichen Cystenfunde konnte diese Art nur mit Wasser des Herkunftsgebietes (Deutsche Bucht) getestet werden (Tab. 8-1). Es wurde jeweils nur ein Zellpaar ausgebildet, was vermutlich ebenfalls auf die Ernährungsweise zurückzuführen ist (Keimungserfolg:  $80\%$ ). Wie bei der nahverwandten Art *Polykrikos schwartzii* nachgewiesen, scheint auch *P. hartmannii* sich hauptsächlich von Mikroalgen zu ernähren. Aufgrund der fehlenden Nahrung kann vermutlich eine weitergehende Zellteilung nach der Keimung nicht stattfinden.

***Polykrikos schwartzii*** (Abb. 8-2): Alle getesteten Individuen keimten innerhalb kürzester Zeit (teilweise schon nach wenigen Minuten), bildeten jedoch vermutlich aus Futteralgenmangel (s.o.) maximal nur je eine 4-Zellkolonie aus (Keimungserfolg:  $100\%$ ).

***Protoceratium reticulatum*:** Cysten von *P. reticulatum* aus sämtlichen Untersuchungsgebieten gelangten jeweils über das gesamte Salinitätsspektrum zur Keimung (Keimungserfolg:  $61\%$ ). Es wurden jedoch in der Regel nicht mehr als zwei Zellen ausgebildet. Obwohl die aus Kieler Bucht-Sedimenten isolierten Cysten eine leicht veränderte Morphologie aufwiesen, was möglicherweise als Hinweis auf einen besonderen Genotyp gewertet werden kann, konnten im Keimungsverhalten keinerlei Unterschiede zu Individuen aus dem voll-marinen Bereich festgestellt werden.

***Protoperidinium conicoides*:** Nur wenige Cysten dieser Art keimten aus, konnten jedoch nie vollständige vegetative Zellen ausbilden (Keimungserfolg:  $26\%$ ). Ähnliche Erfahrungen wurden auch in Keimungsexperimenten anderer Autoren gemacht (Wall & Dale 1968 a, Lewis et al. 1984).

***Protoperidinium denticulatum*:** Viele der getesteten *P. denticulatum*-Cysten keimten entweder gar nicht oder bildeten nur unvollständige Motilzellen aus (Keimungserfolg: 15 %). Auch Wall & Dale (1968 a) konnten nur aus einer Cyste erfolgreich eine vegetative Zelle

Beltringharder Koog							
Art	Medium						
	DB	DB f/2	DB erd	KB	KB f/2	BI	DSP
	32,2 PSU	≈32,2 PSU	≈30,5 PSU	15,6 PSU	≈15,6 PSU	19,4 PSU	9,8 PSU
<i>Diplopsalis lenticula</i>	n.d.	+++	n.d.	n.d.	n.d.	++	-
<i>Gonyaulax polyedra</i>	n.d.	++	n.d.	n.d.	++	++	n.d.
<i>Gymnodinium catenatum</i>	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	++	n.d.
<i>Peridinium dalei</i>	n.d.	+++	n.d.	n.d.	+++	++	n.d.
<i>Polykrikos schwartzii</i>	n.d.	++	n.d.	n.d.	++	++	n.d.
<i>Protoceratium reticulatum</i>	n.d.	++	n.d.	n.d.	++	++	++
<i>Protoperidinium conicoides</i>	n.d.	++	n.d.	n.d.	-	++	-
<i>Protoperidinium conicum</i>	n.d.	++	n.d.	n.d.	++	++	n.d.
<i>Protoperidinium denticulatum</i>	n.d.	-	n.d.	n.d.	++	-	-
<i>Protoperidinium minutum</i>	n.d.	++	n.d.	n.d.	++	++	n.d.
<i>Protoperidinium oblongum</i>	n.d.	++	n.d.	n.d.	++	++	+
<i>Protoperidinium punctulatum</i>	n.d.	++	n.d.	n.d.	++	-	++
<i>Scrippsiella lachrymosa</i>	n.d.	+++	n.d.	n.d.	+	++	-
<i>Scrippsiella trifida</i>	n.d.	-	n.d.	n.d.	-	-	-
<i>Scrippsiella trochoidea</i>	n.d.	+++	n.d.	n.d.	++	++	++
<i>Zygabikodinium lenticulatum</i>	n.d.	++	n.d.	n.d.	-	-	-
Dinocyste indet. Typ A	n.d.	-	n.d.	n.d.	-	-	-
Dinocyste indet. Typ B	n.d.	-	n.d.	n.d.	-	-	-
Dinocyste indet. Typ D	n.d.	-	n.d.	n.d.	-	-	-
Dinocyste indet. Typ G	n.d.	-	n.d.	n.d.	-	-	-
Dinocyste indet. Typ J	n.d.	-	n.d.	n.d.	-	-	-
- nicht gekeimt innerhalb von 2 Wochen	+ gekeimt, aber keine vollständige Motizelle ausgebildet						
	++ gekeimt, aber höchstens zwei Motizellen ausgebildet						
n.d. keine Untersuchung durchgeführt	+++ gekeimt und mehr als zwei Motizellen ausgebildet						

Tab. 8-4. Keimungsexperimente mit Dinoflagellaten-Dauercysten von Station DSP im Dithmarscher Speicherkoog unter Verwendung verschiedener Medien mit Angabe ihrer jeweiligen Salinität (DB = Deutsche Bucht; KB = Kieler Bucht; BI = Salzwasserbiotop Beltringharder Koog; DSP = Speicherbecken Dithmarscher Speicherkoog; weitere Abkürzungen siehe Kap. 3.2.5).

Speicherkoog Dithmarschen							
Art	Medium						
	DB	DB f/2	DB erd	KB	KB f/2	BI	DSP
	32,2 PSU	≈32,2 PSU	≈30,5 PSU	15,6 PSU	≈15,6 PSU	19,4 PSU	9,8 PSU
<i>Oblea rotunda</i>	n.d.	++	n.d.	n.d.	++	++	++
<i>Protoceratium reticulatum</i>	n.d.	+++	n.d.	n.d.	++	n.d.	++
<i>Protoperidinium conicoides</i>	n.d.	n.d.	n.d.	+	+	n.d.	+
<i>Protoperidinium denticulatum</i>	n.d.	-	n.d.	n.d.	+	n.d.	+
<i>Protoperidinium punctulatum</i>	n.d.	++	n.d.	n.d.	++	n.d.	++
<i>Scrippsiella lachrymans</i>	+++	+++	n.d.	n.d.	+	++	+
<i>Scrippsiella trochoidea</i>	+++	+++	n.d.	n.d.	+++	++	++
Dinocyste indet. Typ A	n.d.	-	n.d.	n.d.	-	-	-
Dinocyste indet. Typ B	n.d.	-	n.d.	n.d.	-	-	-
Dinocyste indet. Typ J	n.d.	-	n.d.	n.d.	-	-	-
- nicht gekeimt innerhalb von 2 Wochen		+ gekeimt, aber keine vollständige Motilzelle ausgebildet					
		++ gekeimt, aber höchstens zwei Motilzellen ausgebildet					
n.d. keine Untersuchung durchgeführt		+++ gekeimt und mehr als zwei Motilzellen ausgebildet					

züchten. Lewis et al. (1984) bemerkten hinsichtlich der oftmals nicht vollständigen Ausbildung vegetativer Zellen nach Keimung in der Gattung *Protoperidinium*, daß Unterschiede im Seewasser hierfür verantwortlich sind.

***Protoperidinium cf. divergens*:** Diese nur aus Sedimenten der Kieler Bucht isolierte Cystenart konnte trotz der insgesamt 36 durchgeführten Ansätze nicht zur Keimung gebracht werden (Tab. 8-2) (Keimungserfolg: 0 %). Bisher gelang es nur Dale (1983), eine Cyste diesen Typs zur erfolgreichen Keimung zu bringen. Da sämtliche Keimungsexperimente innerhalb von 3 Monaten nach Probennahme durchgeführt wurden, sind die negativen Befunde bei *P. cf. divergens* möglicherweise auf eine endogen festgelegte Nichtkeimfähigkeitsperiode zurückzuführen.

***Protoperidinium leonis*:** Mit Wasser von der Herkunftsstelle (Deutsche bzw. Kieler Bucht) konnten aus den Cysten von *P. leonis* bis zu zwei Motilzellen gezüchtet werden (Keimungserfolg: 33 %). In fremdem Wasser wurde dagegen keine Keimung festgestellt. Möglicherweise liegen bei dieser Art in Nord- und Ostsee zwei voneinander getrennte Ökotypen bzw. Varianten vor.

***Protoperidinium minutum*** (Abb. 8-3): Cysten dieser Art keimten bei Salzgehalten von  $\approx 16$ , 19 und 32 PSU aus, im stark ausgesüßten Milieu (10 PSU) konnte *P. minutum* jedoch keine vollständige vegetative Zelle nach der Keimung ausbilden (Keimungserfolg: 82 %).

***Protoperidinium oblongum*** (Fig. 8-4): Eine Keimung von *P. oblongum* wurde unter allen getesteten Milieubedingungen beobachtet (Keimungserfolg: 74 %). Bei nährsalz-angereicher-tem Wasser fand ein besseres Wachstum der vegetativen Zelle statt. Nur in einem Parallel-ansatz (10 PSU) wurde keine vollständige vegetative Zelle ausgebildet (Tab. 8-3).

***Protoperidinium pentagonum* Typ A:** Eine vollständige Keimung mit Ausbildung einer intakten vegetativen Zelle vom Typ A-Cysten dieser Art wurde nur bei erhöhter Salinität (32 PSU) festgestellt (zur Diskussion siehe Typ B) (Keimungserfolg: 29 %).

***Protoperidinium pentagonum* Typ B** (Abb. 8-5): Dieser erstmalig eindeutig nachgewiesene zweite Cystenmorphotyp von *P. pentagonum* (siehe Appendix 2) zeigte ein völlig anderes Keimungsverhalten als Typ A. Obgleich Cysten des Typs B sowohl in Sedimenten der Deutschen Bucht als auch in der Kieler Bucht gefunden wurden, fand bei hohem Salzgehalt (32 PSU) keine vollständige Ausbildung vegetativer Zellen statt. Im Gegensatz zu dem Keimungsverhalten des Typs A wurde bei niedrigen Salinitäten eine erfolgreiche Keimung beobachtet (Keimungserfolg: 79 %). Es ist daher anzunehmen, daß Typ B ein besonderer Ökotyp oder eine Variante ist, dessen bzw. deren Lebensbereich im brackigen Milieu liegt. Typ A hingegen scheint im voll-marinen Bereich ihr Hauptverbreitungsgebiet zu besitzen, was auch durch die auf die Deutsche Bucht beschränkten Cystenfunde bestärkt wird (vgl. Kap. 4.1 & 7.1).

***Protoperidinium punctulatum*** (Abb. 8-6): Über das gesamte Salinitätsspektrum wurden aus den Cysten von *P. punctulatum* in der Regel zwei vegetative Zellen ausgebildet. Insgesamt war jedoch nur ein Keimungserfolg von 50 % zu verzeichnen.

***Scrippsiella lachrymosa*:** Diese Art keimte unter allen getesteten Milieubedingungen aus. Bei geringeren Salinitäten (10 & 16 PSU) konnte der geschlüpfte Protoplast jedoch keine Zelluloseplatten aufbauen und starb nach einiger Zeit (Keimungserfolg: 68 %). Bei einem Salzgehalt von 20 PSU wurden dagegen mindestens zwei vegetative Zellen ausgebildet. Ein verbessertes Wachstum wurde bei hohen Salinitäten (32 PSU) beobachtet.



***Scrippsiella trifida*:** Diese nur aus Nordsee-Sedimenten isolierte Form konnte bei unterschiedlichen Salzgehalten und Nährsalzkonzentrationen nicht zur Keimung gebracht werden (Keimungserfolg: 0 %). Möglicherweise war auch in diesen Fällen die Nichtkeimfähigkeitsperiode noch nicht vorüber.

***Scrippsiella trochoidea*:** Diese Art konnte bei allen Salinitäten erfolgreich gezüchtet werden (Keimungserfolg: 89 %). Wie die nahverwandte Art *S. lachrymosa* zeigte *S. trochoidea* bei hoher Salinität (32 PSU) ein verbessertes Wachstum vegetativer Zellen nach der Keimung; Sie scheint jedoch gegen Salzgehaltsschwankungen unempfindlicher als *S. lachrymosa* zu sein.

***Zygabikodinium lenticulatum*** (Abb. 8-7): Eine Keimung war beschränkt auf die Ansätze mit Wasser aus der Deutschen Bucht (Keimungserfolg: 36 %). Individuen aus der Kieler Bucht konnten jedoch in keinem Falle zur Keimung gebracht werden. Möglicherweise war auch in diesen Fällen die Nichtkeimfähigkeitsperiode noch nicht vorüber.

**Dinocyste indet.:** Nahezu alle unter diesem Sammelbegriff zusammengefaßten Formen keimten unter den getesteten Milieubedingungen nicht aus. Es ist z.Z. nicht abzuschätzen, ob für den fehlenden Keimungserfolg die Nichtkeimfähigkeitsperiode oder ungünstige Keimungsbedingungen verantwortlich sind. Es gibt Hinweise, daß z.B. Exkrete von Fischen als Stimulation für Keimung notwendig sein könnten (Burkholder et al. 1992).

## 9. DISKUSSION

### 9.1 Dinoflagellaten-Dauercysten in deutschen Küstengewässern: Die "hidden flora"

Stein (1883) dokumentierte erstmalig für die Wissenschaft die Bildung von Dauercysten am Beispiel des Dinoflagellaten *Pyrophacus horologium* aus Planktonmaterial von Helgoland und beschrieb die Dauercyste von *Gonyaulax spinifera* als Cyste von *Cladopyxis brachiolata*. Aus Süßwasserproben konnte Stein zusätzlich die Dauercysten von *Ceratium cornutum* und *C. hirundinella* als *C. macroceros* belegen. Hensen (1887) fand in Planktonproben aus der Nordsee lebende, als "umrindete Cyste" beschriebene Dauercysten von *Polykrikos schwartzii*, die auch von Gerlach et al. (1985) für dieses Seegebiet im Sediment nachgewiesen wurden. Möglicherweise ist die von Hensen als *Xanthidinium multispinosum* bezeichnete Cyste, die auch Möbius (1887) erwähnte, die Dauercyste von *Protoceratium reticulatum*. In Kulturexperimenten mit Nordseep plankton konnte v. Stosch (1969 a,b) Hinweise auf die Dauercystenbildung bei *Cachonina niei* und *Fragilidium subglobosum* finden. Bisher sind aber weltweit von beiden Arten keine Dauercysten im Plankton bzw. im Sediment nachgewiesen worden. Ein weiterer Nachweis von Dauercysten in rezenten Sedimenten der Deutschen Bucht stammt von Chowdhury (1982). In dieser Studie wurden leere Cysten von *Gonyaulax spinifera*, *Protoperidinium* cf. *leonis*, *P. conicoides* und *P. pentagonum* gefunden. In der hier vorliegenden Untersuchung über die Cystenflora der Deutschen Bucht wurden die von den Autoren Stein, Hensen, Möbius, Gerlach et al. und Chowdhury nachgewiesenen Cystenarten (mit Ausnahme der Cyste von *P. horologium*) auch gefunden. Zusätzlich konnten weitere 27 Formen von insgesamt 45 Cystentypen eindeutig einer Dinoflagellaten-Art zugeordnet werden. D.h. ungefähr 20-25 % der hier vorkommenden Dinoflagellaten-Arten haben die Lebensstrategie der Dauercystenbildung ausgebildet und nutzen sie aktiv.

Für das Gebiet der Ostsee dokumentierte Heiskanen (1993) eine Massensedimentation von Dauercysten der Form cf. *Peridinium hangoei* an der Südwest-Küste von Finnland in 1983. Wall et al. (1977) fanden in der Zentralen Ostsee die Dauercysten von *Gonyaulax polyedra*, *G. spinifera* und *Protoceratium reticulatum*. In Sedimentfallen wurde eine große Anzahl von *G. polyedra* und *P. reticulatum*-Dauercysten für das Gebiet des Gullmarfjords in Schweden nachgewiesen (Erdtman 1954). Für den Bereich der Kieler Bucht gibt es durch Sommer (1990) Hinweise auf das Vorkommen von Dinoflagellaten-Dauercysten. Im Gegensatz zur vorliegenden Studie, in der insgesamt 29 verschiedene Cystentypen für dieses Seegebiet eindeutig belegt werden konnten, fand Sommer mit insgesamt 52 Probennahmen an Station

Gabelsflach (in der vorliegenden Studie Station L4) und 43 Probennahmen an Station Boknis Eck (Station L5) über einen Zeitraum von 26 Monaten nur vier Cystentypen (*Gonyaulax spinifera*, *Protoceratium reticulatum*, *Scrippsiella trochoidea*, *Spiniferites* spp.). Das beigelegte Fotomaterial deutet jedoch daraufhin, daß die von Sommer als *G. spinifera* bezeichnete Form keine Dauercyste dieser Art ist. Vielmehr repräsentiert diese Cyste einen bisher unbekannten Cystentyp bei den Dinoflagellaten. Durch den Hinweis von Sommer, daß die Fortsätze aus Kalzit bestehen, ist zu vermuten, daß es sich hier um eine Dauercyste aus der Gattung *Scrippsiella* handelt (vielleicht *S. rotunda*, Lewis 1991). Auch unter der von Sommer als *S. trochoidea* bezeichneten Cyste verbirgt sich nach Beurteilung der Cystenform und den kleinen, biegsamen Stacheln höchstwahrscheinlich die sehr nahverwandte Art *Peridinium dalei*. Diese Annahme wird zusätzlich dadurch unterstützt, daß in der vorliegenden Untersuchung Dauercysten von *P. dalei* im Gegensatz zu den Cysten von *S. trochoidea* regelmäßig auf allen Stationen nachzuweisen waren. Sommers Identifizierung von *Spiniferites* spp.-Dauercysten kann nicht beurteilt werden, da kein Fotomaterial bzw. keine Beschreibungen gegeben wurden.

Insgesamt benutzen im Bereich der Kieler Bucht etwa 15 % der hier nachgewiesenen Dinoflagellaten eine auf Dauercysten ausgerichtete Lebensstrategie. Im Vergleich zu der Nordsee läßt sich feststellen, daß im Bereich der Kieler Bucht - möglicherweise aufgrund der reduzierten Salinitätsverhältnisse - eine geringere Artendiversität bei cystenbildenden Dinoflagellaten auftritt, wie es allgemein auch durch Remane (1940) für Makrozoobenthosorganismen beschrieben wird.

Cystenbildende Spezies treten meistens in Ästuarien und küstennahen Gebieten auf, wo flaches Wasser die vertikale Verfrachtung einschränkt und die saisonalen Umweltveränderungen sehr groß sind (Taylor 1980, Anderson et al. 1985 b). Umfassende Untersuchungen über das Vorkommen von Dauercysten in rezenten Sedimenten sind bisher jedoch nur sporadisch durchgeführt worden, und Kenntnisse über kalzithaltige Cysten fehlen fast vollständig (Loeblich III & Loeblich 1984, Goodman 1987). So dokumentieren auf qualitativer bzw. semi-quantitativer Basis eine Vielzahl von Autoren (Wall & Dale 1973, Reid 1972, 1974, 1975 & 1977, Bradford 1975, Dale 1976, Harland 1977 & 1984, Morzadec-Kerfourn 1977, Wall et al. 1977, Harland et al. 1980, Dobell & Taylor 1981, Miller et al. 1982, Bradford & Wall 1984, Matsuoka 1982, 1985 a,c, 1986, 1987 a & 1992, Baldwin 1987, Bint 1988, Larrazabal et al. 1990, Dodge & Harland 1991, McMinn 1991 und An et al. 1992) aufgrund ihrer palynologischen Präparationsmethode nur Sporopollenin-Dauercysten. Hinweise auf das Vorkommen von Kalzit-Dauercysten, vor allem aus der Gattung *Scrippsiella*, in rezenten

benthischen Florenanalysen finden sich für asiatische Küstengewässer (Matsuoka 1985 c & 1987 b, Kobayashi et al. 1986, Kobayashi & Yuki 1991 und Lee & Yoo 1991), für die Atlantikküste der Vereinigten Staaten (Wall & Dale 1968 a, Anderson et al. 1985 b), für Spanien (Blanco 1988, 1989 b) und Chile (Muñoz & Avaria 1983), für die britischen Inseln (Lewis 1991), für Italien (Montresor et al. im Druck), Norwegen (Dale 1976) und Tasmanien (Bolch & Hallegraeff 1990), für das Gebiet des Schwarzen Meeres (Wall & Dale 1973) sowie für die dänische Kattegatküste (Ellegaard et al. im Druck).

Der Hinweis von Reid (1975, 1978), daß vor allem Dauercysten von *Scrippsiella trochoidea* zu den häufigsten Cysten im Plankton der britischen Küstengewässer gehören, konnte in den meisten Sedimentuntersuchungen, die bisher im Gebiet der Nordsee durchgeführt worden sind, im Gegensatz zu der vorliegenden Studie, nicht bestätigt werden. Dieses begründet sich in der für die Sedimente verwendeten karbonatlösenden Präparationsmethode bei Reid (1972, 1974, 1975, 1977), Chowdhury (1982) und Dodge & Harland (1991), durch die kalzithaltige Cysten zerstört werden. Die Dominanz von *Scrippsiella*-Dauercysten in rezenten Sedimenten der Deutschen Bucht, die teilweise einem Anteil von über 80 % an der Gesamtcystenanzahl erreichten, wurde auch von Montresor et al. (im Druck) für den Golf von Neapel aufgezeigt. Dieses ist umso bemerkenswerter, als doch Dale (1986) ausführte, daß Kalzit-Dauercysten ihr Hauptverbreitungsgebiet in tropischen und ozeanischen Regionen und weniger in temperierten, neritischen Gebieten besitzen.

Der direkte Vergleich des motilen Stadiums der Dinoflagellaten mit ihren Dauercysten ist ein wichtiger Bestandteil in der Klassifikation und Systematik dieser Gruppe. Im Gegensatz zu vielen vegetativen Stadien, vor allem aus der Diplopsalid-Gruppe sowie aus den Gattungen *Gonyaulax* und *Scrippsiella*, sind Dauercysten aufgrund ihrer eindeutigen Morphologie leichter artspezifisch auseinanderzuhalten (Dale 1979) (Abb. 9-1). Cystenuntersuchungen liefern eine integrative Information über die gesamte Wassersäule und sind somit ein aufschlußreicher benthischer Einblick für die Planktonökologie, insbesondere auch auf taxonomischer Ebene.

Obwohl die deutschen Küstengewässer planktologisch zu den bestuntersuchten Gebieten der Welt zählen, konnten mehrere Dinoflagellaten-Arten als Dauercyste nachgewiesen werden, die bisher für dieses Seegebiet unbekannt waren (Tab. 9-1). Entweder handelt es sich hier um a) neu eingewanderte -, b) bisher übersehene - oder c) nicht keimfähige Arten.

Durch die erfolgreiche Rekrutierung der meisten Arten in Keimungsexperimenten scheint Punkt c) nicht sehr wahrscheinlich. Vor allem das regelmäßige bis teilweise häufige Auftreten lebender Cysten der *Scrippsiella*-Gruppe läßt vermuten, daß diese Arten integrati-

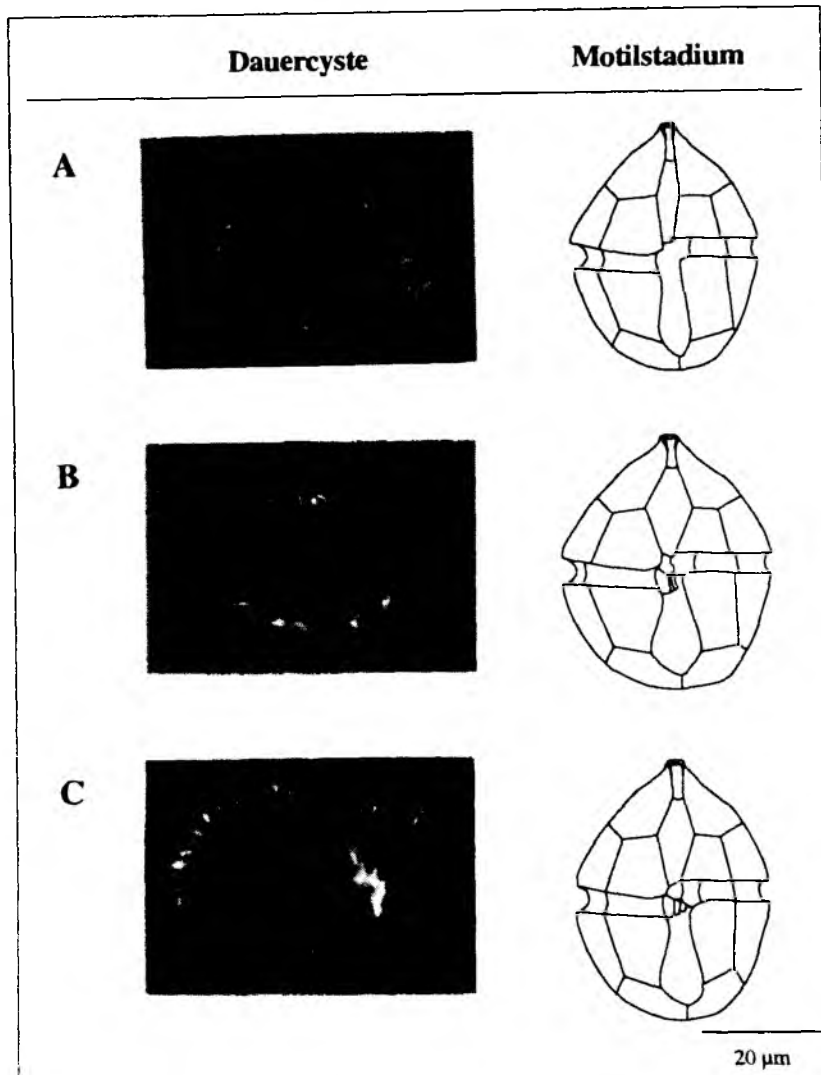


Abb. 9-1. Dauercysten und Motilstadien am Beispiel der Dinoflagellaten-Gattung *Scrippsiella*. (A) *Scrippsiella lachrymosa*: Dauercyste mit rotem Akkumulationskörper; Motilstadium verändert nach Lewis (1991) (Bemerkung: Z.Z. ist keine komplette Beschreibung der Sugalplatten verfügbar). (B) *Scrippsiella trifida*: Dauercyste mit dreizackigen, zurückgebogenen Fortsätzen; Motilstadium verändert nach Lewis (1991). (C) *Scrippsiella trochoidea*: Dauercyste mit rißförmiger Archäopyle; Motilstadium verändert nach Dodge (1985 b).

ver Bestandteil des Planktons der Küstengewässer der Deutschen Bucht sind. Bisher ist hier nur *Scrippsiella trochoidea* als Motilform nachgewiesen (vgl. Tab. 4-1). Die Cystenuntersuchungen deuten daraufhin, daß mindestens 4 verschiedene *Scrippsiella*-Arten in der Nordsee heimisch sind, die wohl aufgrund taxonomischer Schwierigkeiten bei der Bestimmung von Formen aus dieser Gruppe, die normalerweise eine Präparation mit dem Rasterelektronenmikroskop voraussetzt, nicht erkannt wurden. Gleiches gilt für die nahverwandte Art *Peridinium dalei* im Bereich der Kieler Bucht.

Das regelmäßige Auftreten von *Pheopolykrikos hartmannii*-Cysten im Bereich der Deutschen Bucht läßt darauf schließen, daß vegetative Zellen dieser Art bislang höchstwahrscheinlich in

der Nordsee aufgrund ihres Aussehens teilweise mit *Polykrikos kofoidii*, *P. lebourae* oder *P. schwartzii* verwechselt wurden.

Tab. 9-1. Vorkommen von Dinoflagellaten-Dauercysten in rezenten Sedimenten der deutschen Küstengewässer von Nord- und Ostsee, deren vegetatives Stadium für das jeweilige Gebiet nicht nachgewiesen ist (vgl. Tab. 4-1 & 7-1) (<sup>1</sup> Nachweis von M. Elbrächter, pers. Mitt.; <sup>2</sup> nur Leerfunde).

Nordsee	Ostsee
	<i>Alexandrium minutum</i> <i>Diplopelta symmetrica</i> <sup>2</sup>
<i>Gonyaulax polyedra</i>	
<i>Gymnodinium catenatum</i>	<i>Gymnodinium catenatum</i> <i>Peridinium dalei</i>
<i>Pheopolykrikos hartmannii</i>	
<i>Protoperidinium cf. americanum</i>	
<i>Protoperidinium compressum</i> <sup>2</sup>	<i>Protoperidinium compressum</i> <sup>2</sup> <i>Protoperidinium denticulatum</i> <i>Protoperidinium cf. excentricum</i> <i>Protoperidinium punctulatum</i>
<i>Scrippsiella crystallina</i> <sup>1</sup>	
<i>Scrippsiella lachrymosa</i>	<i>Scrippsiella lachrymosa</i> <sup>2</sup>
<i>Scrippsiella trifida</i>	

Da in der Kieler Bucht für *Diplopelta symmetrica*, *Protoperidinium compressum* und *S. lachrymosa* nur leere Cysten gefunden wurden, scheint ihr Vorkommen als vegetative Zelle in diesem Seegebiet eher selten bzw. nicht sehr wahrscheinlich zu sein. Gleiches gilt für die vegetativen Formen von *Gonyaulax polyedra*, *P. cf. americanum* und *P. compressum* im Bereich der Deutschen Bucht, von denen hier nur sehr wenige, meistens leere Cysten auftraten. All diese Cysten sind möglicherweise mit Wasserströmungen aus anderen Seegebieten eingespült worden. Die Nordsee unterliegt z.B. einem starken Einstrom von atlantischem Wasser durch den Orkney-Shetland-Kanal und durch die Dover-Straße; *G. polyedra* kommt u.a. im Englischen Kanal und *P. compressum* an der britischen Westküste vor (Harland 1983). Die Ostsee wird u.a. durch einströmendes Tiefenwasser vom Kattegat beeinflusst; *D. symmetrica* ist vor kurzem aus dem Oslofjord beschrieben worden (Dale et al. 1993 b), und *S. lachrymosa* ist im Bereich der Nordsee als Cyste häufig zu finden (vgl. Kap. 4.1).

Das Vorkommen von lebenden Cysten von *P. denticulatum*, *P. cf. excentricum* und *P. punctulatum* in der Kieler Bucht weist auch auf einen Tiefenwassereinstrom vom Kattegat hin. Diese Arten sind als Motilstadium leicht zu erkennen (Dodge 1985 a,b). Im Untersu-

chungsgebiet wurden sie aber bisher nicht beobachtet; sie sind jedoch aus dem Kattegat bzw. der Nordsee bekannt (Edler et al. 1984, Dodge 1985 b). Durch Keimungsexperimente mit *P. denticulatum* und *P. punctulatum*-Cysten konnte jedoch gezeigt werden, daß beide Arten im Salinitätsbereich der Kieler Bucht lebensfähig sind. Für *Gonyaulax digitale* und *P. claudicans*, beides Arten, die im Plankton der Kieler Bucht vorkommen und die eindeutig identifizierbare Dauercysten besitzen, wurden keine Cysten im Sediment gefunden. Möglicherweise ist dies ein Indiz dafür, daß es sich hier um allochthone Arten handelt, die als Resultat eines Salzwassereinbruchs vom Kattegat her eingetragen werden, wie es von Lenz (1981) und Smetacek et al. (1982) u.a. für verschiedene andere *Protoperidinium*-Arten und für die cystenbildende Art *Polykrikos schwartzii* vermutet wird.

Die Funde von lebenden Cysten der für deutsche Küstengewässer bislang unbekannten, potentiell toxischen Arten *Alexandrium minutum* und *Gymnodinium catenatum* unterstreichen die besondere Relevanz von Cystenuntersuchungen, besonders für Algenmonitoringsysteme (Nehring 1993 b, 1994 a,b, im Druck a-e). Beide Arten gehören zu der Gruppe von Dinoflagellaten, die paralytisches Muschelgift produzieren können (vgl. Tab. 1-1) und für z.T. letale Vergiftungsfälle beim Menschen verantwortlich gemacht werden (Ikeda et al. 1989, Oshima et al. 1989, Hallegraeff 1993). *A. minutum* wurde 1960 von Halim erstmalig aus dem Hafen von Alexandria in Ägypten beschrieben. Während der letzten Jahre wurde diese Art auch in Süd-Australien (Hallegraeff et al. 1988 a), an der Atlantikküste von Nordamerika (E. Balech pers. Mitt. in Hallegraeff et al. 1988 a), in Spanien und Portugal (Balech 1985), in Italien (Montresor et al. 1990, Honsell 1993), in der Türkei (Koray & Buyukisik 1988), in Irland (Duncan & Hollan 1988), Frankreich (Nezan & Ledoux 1990) und den Niederlanden (M. Elbrächter pers. Mitt.) nachgewiesen. In Europa sind toxische Blüten bislang nur an der nordfranzösischen Küste aufgetreten. Seit 1985 treten persistente Massenblüten dieser Art entlang der nordwest-bretonischen Küste vor allem in kleinen Buchten oder flachen Ästuarien auf, die zu erheblichen Einbußen in der Aquakultur führen (Nezan & Ledoux 1990). Erad-Le Denn et al. (1993) haben Hinweise gefunden, daß diese Blüten durch benthische Dauercysten initiiert werden, die auch für das jährliche Wiederkehren von *A. minutum* in der Wassersäule verantwortlich sind. Das Vorkommen von *A. minutum* in den Küstengewässern der Niederlande ist vermutlich auf den Transport von Zellen mit der Wasserströmung und den erhöhten Einstrom durch den Englischen Kanal in die südliche Nordsee (Becker & Dooley im Druck) zurückzuführen (vgl. Kap. 9.4). Ob von hier Zellen von *A. minutum* mit der nordostwärts gerichteten Strömung bis zum Kattegat und dann evtl. mit dem Tiefenstrom in die Kieler Bucht gelangten, wie es für *G. catenatum*

angenommen wird (vgl. Kap. 9.3), scheint unwahrscheinlich, denn Dauercysten dieser Art konnten sowohl in den Sedimenten der Deutschen Bucht als auch für das Gebiet des Kattegats (Ellegaard et al. im Druck) nicht nachgewiesen werden. Es ist daher zu vermuten, daß vegetative Zellen von *A. minutum* im Bereich der Kieler Bucht bisher übersehen wurden, besitzt doch die Gattung *Alexandrium* eine ganze Reihe von Arten, die mit dem Lichtmikroskop nicht eindeutig voneinander zu trennen sind. Die Identifikation der kleinen, unscheinbaren Art *A. minutum* wird zusätzlich noch dadurch erschwert, daß die erste Apikalplatte der vegetativen Zelle Variationen aufweisen kann (Hallegraeff et al. 1988 a, Montresor et al. 1990, Erard-Le Denn et al. 1993). Zusätzlich wurde vor kurzem die Art *A. ibericum* als Synonym für *A. minutum* beurteilt (E. Balech pers. Mitt. in Hallegraeff et al. 1988 a), was vermutlich auch für *A. lusitanicum* zutrifft (M. Elbrächter pers. Mitt.).

Offensichtlich ist also ein Großteil der "neuen" Arten, deren vegetative Formen leicht mit ähnlichen, hier gut bekannten Arten verwechselt werden können, bisher in der Wassersäule übersehen worden. Anders hingegen sieht es für die potentiell toxische Art *Gymnodinium catenatum* aus, deren vegetative Zelle eine eindeutige Artdiagnose mit dem Lichtmikroskop ermöglicht. In der vorliegenden Studie gibt es Hinweise, daß *G. catenatum* erst während der letzten Jahre die deutschen Küstengewässer erreicht hat und seitdem erfolgreich besiedelt (vgl. Kap. 9.3).

Durch den morphologischen Vergleich von Dauercysten, die aus der Kieler Bucht und der Deutschen Bucht isoliert worden sind, zeigte sich, daß bei den Cysten der Ostseeindividuen *Gonyaulax polyedra*, *Peridinium dalei* und *Protoceratium reticulatum* eine Reduzierung ihrer Anhänge auftritt. Für die erstgenannte Art ist das gleiche morphologische Phänomen auch aus dem brackigen Schwarzen Meer bekannt (Wall et al. 1973). Die vegetativen Zellen von *G. polyedra* sind sehr tolerant gegenüber Milieuveränderungen und können in einem weiten Salinitätsspektrum leben (Dodge 1985 b, Pankow 1990). Aufgrund der spezifischen Variabilität ihrer Dauercysten und ihres jeweiligen Vorkommens läßt sich vermuten, daß die verschiedenen Morphotypen der Cysten Ausdruck für das Vorkommen von bestimmten Ökotypen bzw. Varianten von *G. polyedra* sind, die unterschiedliche ökologische Nischen besitzen (cf. Harland 1983). Bislang waren für *P. reticulatum* nur Dauercysten mit langen Fortsätzen bekannt, die im paläontologischen Taxon als *Operculodinium centrocarpum* bezeichnet werden. Durch die Keimungsexperimente belegt, werden von *P. reticulatum* auch Dauercysten mit kurzen Fortsätzen gebildet, die im paläontologischen Taxon *O. israelianum* heißen und eine ästuarine bzw. küstennahe Verbreitung aufweisen (Wall et al. 1977). Hieraus folgt, daß für *P. reticulatum* und möglicherweise auch für *P. dalei* die Existenz von



ökologisch differenzierbaren Typen bzw. Varianten anzunehmen ist. Einen besonderen Fall stellt die Art *Protoperidinium pentagonum* dar, für die bisher nur die im paläontologischen Taxon als *Trinovantedinium capitatum* bezeichnete Cyste bekannt war. Anhand der Keimungsexperimente konnte gezeigt werden, daß die morphologisch zu *T. capitatum* im Gesamthabitus deutlich abgrenzbare paläontologische Art *Brigantedinium majusculum* einen zweiten Cystentyp von *P. pentagonum* repräsentiert. Neben der einfachen Reduzierung von Anhängen kann also ein Dinoflagellat bei unterschiedlichen Milieubedingungen verschiedene Cystenmorphotypen ausbilden. Hiermit ergibt sich im Bereich der Paläoozeanographie in Verbindung mit der Analyse der Morphologie von rezenten Vertretern einer Cystenart die Möglichkeit, neben der Temperatur auch auf die räumlichen und zeitlichen Veränderungen der Salinitätsverhältnisse in der Erdgeschichte zu schließen.

Anhand des Dauercysteninventars eines Gebietes können Aussagen über das potentielle Vorkommen der Art in der Wassersäule getroffen werden, auch wenn keine Planktonanalysen verfügbar sind. Dieses ist vor allem dann von großem Nutzen, wenn z.B. beabsichtigt wird, Aquakulturanlagen in einem bisher planktologisch nicht oder schlecht untersuchten Gebiet anzusiedeln. Fast alle Dinoflagellaten, die für die paralytische Muschelvergiftung verantwortlich gemacht werden, sowie einige wichtige ichthyotoxische Vertreter können in ihrem Lebenszyklus Dauercysten ausbilden (vgl. Tab. 1-1). Die im Vergleich zu umfassenden Planktonanalysen in relativ kurzer Zeit durchführbaren Analysen der Cystenflora können somit wichtige Hinweise darauf geben, ob mit dem Auftreten cystenbildender potentiell toxischer Dinoflagellaten(-blüten) zu rechnen ist. So bestätigen die Untersuchungen an rezenten Sedimenten von Nord- und Ostsee, daß z.Z. cystenbildende toxische Dinoflagellaten in den deutschen Küstengewässern bisher nur eine untergeordnete Rolle spielen (cf. Hesse et al. im Druck).

Da Dauercysten auch fossil nachgewiesen werden können, besteht die Möglichkeit, die Phytoplanktonentwicklung in einem Seegebiet nicht nur für die letzten Jahre zu verfolgen, sondern im Hinblick auf klimatische Veränderungen und anthropogene Einflüsse in einer Zeitskala, die von einigen Jahrzehnten bis zu mehreren tausend Jahren reichen. Bisher ist diese Möglichkeit der Analyse der Phytoplanktongemeinschaften in Urzeiten in küstennahen Gebieten kaum genutzt worden. Es gibt jedoch erste Hinweise auf toxische Massenentwicklungen von Dinoflagellaten in Nordeuropa während der letzten 6000 Jahre (Noe-Nygaard et al. 1987), wobei das in Kapitel 9.3 diskutierte subfossile Vorkommen von *Gymnodinium catenatum* im Bereich des Kattegats von besonderer Bedeutung ist (Dale et al. 1993 a).

Quantitative Angaben zur Abundanz von Dauercysten sind sehr selten und beinhalten oftmals

nur einige ausgesuchte Arten, vor allem im Lebenszustand (u.a. *Alexandrium* spp: Anderson et al. 1982 b, White & Lewis 1982, Anderson & Keafer 1985, Cembella et al. 1988, Achiha & Iwasaki 1990, Keafer et al. 1992, Erard-Le Denn et al. 1993; *Gonyaulax polyedra*: Lewis 1988, Blanco 1989 d; *Scrippsiella trochoidea*: Dale 1976, Anderson et al. 1985 b, Blanco 1988). Umfassende Untersuchungen über die Häufigkeiten von lebenden und auch leeren Sporopollenin- und Kalzit-Dauercysten, wie sie in der vorliegenden Studie durchgeführt worden sind, liegen bisher nur für asiatische Gewässer vor (Kobayashi et al. 1986, Kobayashi & Yuki 1991, Lee & Yoo 1991).

Die frisch ausgebildete Dauercyste unterliegt in der Wassersäule vor allem hydrodynamischen Kräften wie Stärke und Richtung der Wasserströmung. Die Sinkgeschwindigkeit von Dauercysten entspricht derjenigen von Silt-Partikeln im sedimentären System (6-11 m pro Tag, nach Anderson et al. 1985 b), d.h. die Cysten werden ähnlich wie Silt im sedimentären Prozeß konzentriert (Dale 1976). Dieses spiegelt sich auch in den Nord- und Ostseesedimenten wieder. Sandige Stationen zeigen die geringste Besiedlungsdichte. Je höher der Gehalt an Siltpartikeln im Sediment ist, desto höhere Cystenkonzentrationen konnten beobachtet werden. Bei reinen Schlicksedimenten war jedoch vermutlich aufgrund sehr hoher Schwebstoffanreicherungen und des entsprechenden "Verdünnungseffektes" ein leichter Rückgang in der Cystenbesiedlung festzustellen.

Durch die Benutzung von Schwereloten bzw. Kastengreifern wurde versucht, möglichst ungestörte Sedimentoberflächen zu gewinnen. Das Kriterium der Ungestörtheit ist auf die leicht bewegliche Fluffschrift über dem Sediment jedoch nur schwer anwendbar, konnte aber vor allem bei den Schwerelotproben aufgrund visueller Inspektion der Plexiglasröhren gut eingeschätzt werden. Es ist aber nicht auszuschließen, daß quantitative Differenzen durch "smallscale-patchiness" der Cysten entstehen. Anderson (1984) fand besonders in Zeiten einer vermehrten Cystensedimentation nach Zusammenbruch einer Blüte deutliche quantitative Unterschiede von Dinoflagellaten-Dauercysten in Parallelproben des obersten Sedimentzentrums von mehreren 100 %. Zusätzlich unterliegt eine sedimentierte Cyste vielfältigen Faktoren, wie z.B. den Aktivitäten des Zoobenthos (Bioturbation, Fraß) und Wasserströmungen (Resuspension, Sedimentüberlagerungen), die die vertikale Besiedlung nachhaltig beeinflussen können (Abb. 9-2).

Die wenigen bisher verfügbaren quantitativen Untersuchungen über das Vorkommen von Dauercysten in rezenten Sedimenten zeigten, daß maximale Konzentrationen von einzelnen Arten im Größenbereich von  $10^3$  Cysten  $\text{cm}^{-3}$  (u.a. Anderson et al. 1982 a, Anderson & Keafer 1985, Blanco 1988, Lewis 1988, Achiha & Iwasaki 1990) bzw. von der gesamten

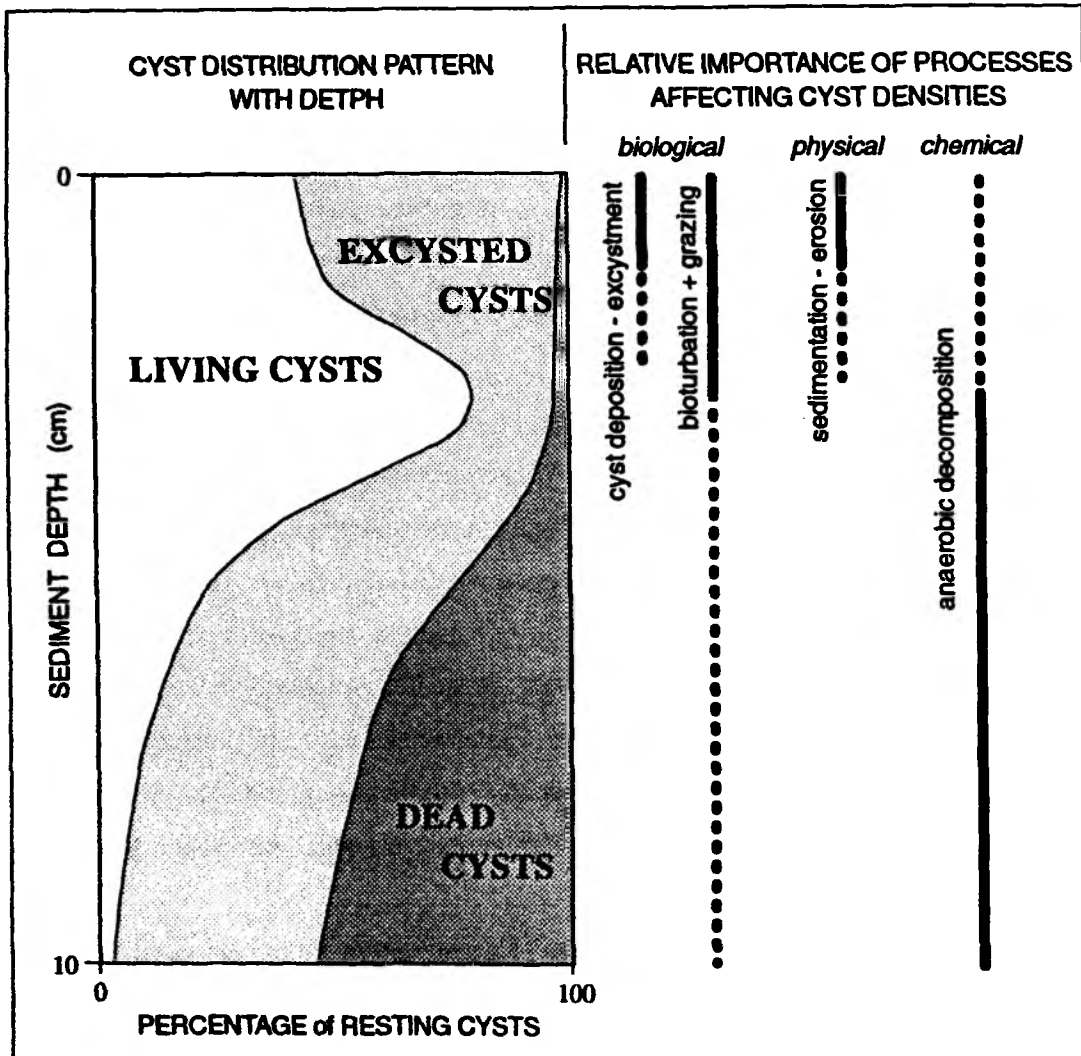


Abb. 9-2. Hypothetische Darstellung der Faktoren, die die vertikale Verteilung von Dauercysten im Sediment beeinflussen.

Cystenflora incl. Kalzitcysten im Größenbereich von  $< 10^4$  Cysten  $\text{cm}^{-3}$  liegen (Kobayashi et al. 1986, Kobayashi & Yuki 1991, Lee & Yoo 1991), Zelldichten, wie sie auch in Nord- und Ostsee beobachtet wurden. Ähnlich hohe Cystenkonzentrationen wurden auch in Sedimenten von konvergenten Frontenzonen festgestellt, wo Dauercysten mit der Konvergenz entlang der Pyknokline abwärts bis zum Meeresboden transportiert wurden und dort vermehrt akkumulierten (benthische Front) (Tyler et al. 1982, Garcon et al. 1986, Cembella et al. 1988). Sommer (1990) fand jedoch in rezenten Sedimenten der Kieler Bucht Maximalkonzentrationen von mehr als  $10^6$  Dauercysten  $\text{cm}^{-3}$ , die hauptsächlich durch "*Scrippsiella trochoidea*" (= cf. *Peridinium dalei*) -Cysten gebildet wurden. Diese hohen Abundanzen von Dauercysten konnten in der vorliegenden Studie nicht festgestellt werden. Darüberhinaus wurde eine Dominanz von *Protoperidinium* cf. *divergens*-Cysten für dieses Seegebiet

beobachtet. Untersuchungen von Wall et al. (1973) an Sedimenten des brackigen Schwarzen Meeres bestätigen, daß Dauercysten von *P. cf. divergens* (paläontologischer Taxon: *Peridinium ponticum*) typische Indikatoren von salinitätsreduzierten Meeresgebieten sind. Auffallend ist, daß Sommer (1990) nur etwa an 70 % aller Probennahmen Dauercysten im Sediment feststellen konnte. Diese durch den Autor aufgezeigten starken Abundanzunterschiede von 0 bis zu  $10^6$  Cysten  $\text{cm}^{-3}$  für jeweils eine Station stehen im Widerspruch zu der vorliegenden Untersuchung, nach der in deutschen Küstensedimenten immer lebende und leere Dauercysten im obersten Sedimentzentimeter nachzuweisen sind. Die Untersuchungen von Balch et al. (1983) und Lee & Yoo (1991) bestätigen, daß in küstennahen Sedimenten ein permanenter Dauercystenbestand vorkommt. Es ist daher zu vermuten, daß bei Sommer (1990) Unter- bzw. Überschätzungen der Dauercystenabundanzen vorliegen, die möglicherweise auf methodische Ursachen (zu kleines Probenvolumen ?) zurückzuführen sind.

Die vertikale Verteilung von lebenden und leeren Dauercysten war an den einzelnen untersuchten Stationen in Nord- und Ostsee sehr heterogen und zeigte unterschiedliche Tiefenmaxima. Diese verschiedenen Typen der Besiedlung wurden auch von Anderson (1984) an zwei küstennahen Stationen aufgezeigt, bei denen das Maximum von *Alexandrium tamarensis* mit jeweils etwa 800 lebenden Cysten  $\text{cm}^{-3}$  entweder an der Oberfläche oder in 4 cm Tiefe lag. Lewis (1988) zeigte, daß lebende Dauercysten von *Gonyaulax polyedra* in einem schottischen Fjord eine relativ konstante vertikale Verteilung im Sediment bis in eine Tiefe von 10 cm aufwiesen. Blanco (1988) beschrieb für *G. polyedra* an verschiedenen Stationen in den spanischen Rias entweder ein Maximum an der Sedimentoberfläche oder aber bei 10 cm Tiefe. Ein Vergleich mehrerer Arten nebeneinander an einer Station zeigte, daß die artspezifische Vertikalverteilung sehr unterschiedlich sein kann (Keafer et al. 1992). Hierfür wurden hauptsächlich saisonal oder interannuell verschieden starke Bildungsraten von Cysten der einzelnen Arten in der Wassersäule bzw. Keimungsraten im Sediment, aber auch Unterschiede in der Cystenablagerung sowie in der Mortalitätsrate verantwortlich gemacht. In allen Untersuchungen einschließlich der vorliegenden, die sich mit der vertikalen Verteilung von *Scrippsiella*-Cysten im Sediment beschäftigten, fand sich für diese Gattung stets ein Oberflächenmaximum an lebenden und leeren Cysten in 0-3 cm Tiefe (Blanco 1988, Lewis 1988, Keafer et al. 1992). Im Gegensatz zu Sporopollenin-Cysten scheinen Cysten aus Kalzit zerbrechlicher bzw. biogeochemischen Abbauprozessen stärker unterworfen und besitzen somit eine größere Mortalitätsrate mit zunehmender Verweildauer im Sediment. Anhand der Phytoplanktonzusammensetzung ist eine zonale Gliederung der Deutschen Bucht erkennbar (Gerdes & Hesse 1993). Werden die turbulenten, nährstoffreichen Wasserkörper

des Wattenmeeres vor allem von Diatomeen dominiert, kann es an der dem Wattenmeer vorgelagerten Elbfront zu massiven Dinoflagellatenblüten kommen (Doerffer & Amann 1984, Hesse et al. 1989). Durch die vor allem während des Sommers auftretende relativ stabile thermohaline Stratifizierung am äußeren Rand der Deutschen Bucht (Kalle 1956, Frey & Becker 1986, Czitrom et al. 1988) werden auch in diesem Bereich erhöhte Biomassen der Dinoflagellaten beobachtet (Reid et al. 1990, Hesse & Nehring 1993). Vergleicht man die hydrographischen und biologischen Charakteristika dieses Seegebietes mit den Ergebnissen der Cystenuntersuchungen, die eine Zunahme der Diversität und Abundanz von Dauercysten vom küstennahen Bereich zur offenen Deutschen Bucht zeigten, scheint hier eine direkte Koppelung von Dinoflagellatenvorkommen in der Wassersäule und Dauercystenbestand im Sediment vorzuliegen. Ähnliche kohärente Verteilungsmuster des benthischen Rekrutierungspotentials und der Dinoflagellatenpopulation oder sogar eine direkte Beziehung zu toxischen und nicht toxischen Dinoflagellatenblüten wurden auch für andere küstennahen Seegebiete nachgewiesen (u.a. Anderson & Wall 1978, Lewis et al. 1979, Yentsch & Mague 1979, Anderson et al. 1982 b, Fukuyo et al. 1982, Owen & Norris 1982, White & Lewis 1982, Thayer et al. 1983, Anderson & Keafer 1985, Kobayashi et al. 1986, Lee & Yoo 1991, Burkholder et al. 1992). Physikalische Prozesse, wie z.B. Lateraltransporte oder Advektion, wie sie für die Cystenverteilung in der Kieler Bucht bestimmend zu sein scheinen (s.u.), lassen sich jedoch auch für den Bereich der Deutschen Bucht nicht ausschließen. So konnten in tiefer gelegenen Bereichen des Wattenmeeres vereinzelt Cystenreicherungen festgestellt werden. Insgesamt gesehen spielen jedoch Wattensedimente als Cystenreservoir keine dominierende Rolle, obwohl sie eigentlich als Sedimentfalle für partikuläres Material ( $< 100 \mu\text{m}$ ) fungieren (Hickel 1979). Die vorliegenden Ergebnisse über das Auftreten von Dauercysten im Pelagial der Deutschen Bucht legen nahe, daß im Bereich des Wattenmeeres die Besiedlungsmuster von Dauercysten vor allem durch Resuspensionsereignisse geprägt sind. Für das relativ kleine Seegebiet der Kieler Bucht kann keine eindeutige zonale Gliederung anhand der Phytoplanktonzusammensetzung gegeben werden, jedoch liegen die Abundanzen für Dinoflagellaten in den Förden meistens höher als in der offenen Kieler Bucht (Lenz 1977, Smetacek et al. 1982). Die Anreicherung von Dauercysten im tieferen Bereich der Kieler Bucht scheint hier vor allem auf Lateraltransport, wie es für sedimentierendes Phytoplankton durch Graf et al. (1983) festgestellt wurde, bzw. auf Transport mit dem einströmenden Tiefenwasser aus dem Kattegat (Anonymous 1993) zurückzuführen sein. Balzer et al. (1986) errechneten einen Materialtransport aus flacheren Zonen ( $< 10 \text{ m}$ ) in tiefere Zonen (10-28 m) der Kieler Bucht, der etwa so hoch war wie die direkte Phytoplank-

tonsedimentation. Umgekehrt können jedoch durch Sturmwindlagen, aber auch durch Grundnetzschleppfischerei Erosionsereignisse in tieferen Lagen der Kieler Bucht zu Resuspension von Partikeln im Größenbereich der Dauercysten führen (Grafenstein 1982, Krost et al. 1990) und sie dann z.T. in flachere Gebiete umverlagern (Eversberg 1989). Wie auch in den Speicherbecken an der schleswig-holsteinischen Westküste beobachtet, konnten White & Lewis (1982), Anderson & Keafer (1985), Lewis (1988) und Blanco (1989 d) in kleinen, abgegrenzten Seegebieten (Buchten bzw. Lagunen an der amerikanischen, schottischen und spanischen Küste) eine Anreicherung von Cysten in tiefergelegenen Bereichen feststellen. Sie führten das Besiedlungsmuster auf die vorherrschenden hydrodynamischen Bedingungen, speziell auf lateralen Transport zurück.

Insgesamt läßt sich feststellen, daß das Vorkommen von Dauercysten in Nord- und Ostsee von dem Hauptverbreitungsgebiet der cystenbildenden vegetativen Zellen in der Wassersäule abhängig ist. Dies braucht aber nicht zwingend der Fall zu sein. Cysten können mit Strömungen verfrachtet werden und sich anschließend in Ablagerungsgebieten anreichern, in denen die entsprechenden Motilformen nicht heimisch sind, wie z.B. in den Brackwasserbecken an der schleswig-holsteinischen Westküste.

## 9.2 Relevanz der Dauercystenbildung bei Dinoflagellaten als Lebensstrategie:

### Habitaterhaltung, Populationsausweitung, Rekrutierung

**Habitaterhaltung:** Die Ausbildung von Dauercysten bei den Dinoflagellaten ist mit einem Sexualzyklus gekoppelt (vgl. Kap. 2). Über die Mechanismen, die die Cystogenese auslösen, ist bis heute jedoch nur sehr wenig bekannt. Die Konzentration der einzelnen Nährsalze und Spurenstoffe in der Wassersäule ist einer der Hauptfaktoren, die die Phytoplanktodynamik bestimmt und auch Einfluß auf die Cystenbildung nehmen kann. Bei Chrysophyceen scheinen jedoch keine speziellen Kulturbedingungen notwendig zu sein, um Sexualität verbunden mit Cystenbildung zu induzieren (Sandgren & Flanagan 1986). Nakamura et al. (1990) konnten für die Raphidophyceae *Chattonella antiqua* nachweisen, daß bei Phosphat- bzw. Stickstoffmangel Sexualität vermehrt auftritt, begleitet mit einer massiven Ausbildung von Cysten. Im Gegensatz zu den Flagellaten spielen bei den Diatomeen externe Faktoren für die Auslösung von Sexualität nur eine untergeordnete Rolle. Bei den Diatomeen tritt im Laufe der vegetativen Vermehrung durch Zweiteilung eine progressive Abnahme der durchschnittlichen Zellgröße auf. Noch vor Erreichen der artspezifischen Minimalgröße kann

durch sexuelle Bildung von Auxosporen die ursprüngliche Größe wieder hergestellt werden (Drebes 1977). Die Sporenbildung bei den Diatomeen ist nicht an die sexuelle Vermehrung gekoppelt und wird durch Phosphat- bzw. Stickstoffmangel ausgelöst (Drebes 1966, Davies et al. 1980). Eine weitere wichtige Gruppe cystenbildender Organismen sind die Tintinnen (Reid & John 1978). Z.Z. ist jedoch die Frage offen, durch welche Faktoren Cystenbildung bei diesen Ciliaten induziert wird. Reid (1987) vermutet, daß eine massive *in situ* Cystenbildung bei *Strombidium crassulum* entweder auf Nahrungsmangel zurückzuführen ist oder es sich hierbei u.a. um eine defensive Abwehr gegenüber des "grazings" durch Copepoden handeln könnte.

Als auslösender Mechanismus für die Bildung von Gameten bei den Dinoflagellaten wird vor allem ein längerer Mangel an verfügbaren Nährsalzen bzw. Spurenelementen wie Stickstoff (als Ammonium oder Nitrat), Phosphor (als Phosphat) oder Eisen diskutiert (Anderson et al. 1985 a, Pfiester & Anderson 1987, Doucette et al. 1989, Pfiester 1989). Anderson et al. (1985 a) zeigten am Beispiel des Dinoflagellaten *Gyrodinium uncatenum*, daß bei hohen Nährsalzkonzentrationen keine Sexualität induziert werden konnte. Bei Phosphatmangel hingegen traten nach 6 Tagen bzw. bei Nitratmangel nach 8 Tagen Planozygoten und anschließend auch Dauercysten vermehrt in den Kulturversuchen auf. Laboruntersuchungen zeigten, daß die vegetativen Zellen von *Scrippsiella trochoidea* erst dann in die Cystenbildungsphase kamen, als im Wasser niedrige Nitrat- bzw. Phosphatkonzentrationen erreicht wurden (Watanabe et al. 1982). Für *Alexandrium tamarense* wurde in Kulturversuchen allerdings eine recht hohe optimale Phosphatkonzentration für Cystenbildung von 3  $\mu\text{M}$  festgestellt (Anderson et al. 1984). Diese Art kann aber auch bei  $< 0,1 \mu\text{M}$  Phosphat in der Wassersäule Dauercysten ausbilden (Anderson & Morel 1979). Sexuelle Vermehrung verbunden mit Cystogenese scheint durch die bevorstehende Beschränkung an vorhandenen Nährsalzen ausgelöst zu werden, wahrscheinlich durch die zahlenmäßige Abnahme von kleinen Nährstoffpools im Wasser (Anderson 1984, Anderson & Lindquist 1985). Das Optimum der Cystenbildung kann innerhalb einer engbegrenzten Temperaturspanne liegen, wie es für *Gyrodinium uncatenum* nachgewiesen wurde. Diese Art bildete in nährsalzreduzierten Medien sowohl bei hohen als auch niedrigen Temperaturen keine Dauercysten aus, obwohl vegetative Zellen über das gesamte Temperaturspektrum leben konnten (Anderson et al. 1985 a).

Neben Nährsalzen können auch Spurenelemente Einfluß auf die Cystenbildung nehmen. Doucette et al. (1989) konnte für den toxischen Dinoflagellaten *Alexandrium tamarense* an mit Nährsalzen angereicherten Kulturen nachweisen, daß ein Mangel an Eisen spontane

ausbildung von Temporärcysten, aber auch Dauercysten auslöste. Die Dauercysten-Bildungsrate war mit 10 % jedoch geringer als die für *A. tamarense* bei Stickstoffmangel (20 %) bzw. Phosphatmangel (25 %) festgestellten Raten (Anderson et al. 1984, Anderson & Lindquist 1985). Weiterhin zeigten die aus Eisenlimitierung hervorgegangenen Dauercysten im Vergleich zu anderen Untersuchungen (u.a. Fritz et al. 1989) leichte Veränderungen in ihrer Morphologie, was auf das jeweilige Alter der Cysten zurückgeführt wurde bzw. auf den Einfluß unterschiedlicher Induktionsmechanismen hindeutet.

Auffällig ist jedoch, daß während und nach dem Zusammenbruch einer Algenblüte nicht von allen vegetativen Zellen einer Art Dauercysten ausgebildet werden (Verhältnis von Dauercysten zu vegetativen Zellen beträgt 1:2 für *Protoceratium reticulatum*, 1:120 für *Protoperdinium oblongum* und 1:500 für *Gonyaulax digitalis*, nach Dale 1979) (Abb. 9-3). Auch in Kulturversuchen lag die Cystenbildungsrate bei hierfür optimalen Bedingungen meistens zwischen 20 und 40 % (u.a. Anderson et al. 1984, Anderson & Lindquist 1985, Binder & Anderson 1987, Tillmann & Nehring in Vorber.).

Die meisten bisherigen Studien über die Sexualität und Encystierung bei den Dinoflagellaten wurden an nährsalzreduzierten Kulturen durchgeführt. Es gibt jedoch einige wenige Hinweise, daß spontane Dauercystenbildung auch bei anscheinend optimalen Kulturbedingungen auftreten kann (Zingmark 1970, Beam & Himes 1974, Anderson & Morel 1979, Morey-Gaines & Ruse 1980, Burkholder et al. 1992). So kann die Zugabe von Erdextrakten als Auslöser für die Encystierung wirken (Faust 1992). Lichtintensität (v. Stosch 1965, 1973), Salinität (Dale 1983), Mondzyklus bzw. endogene Rhythmik (Anderson et al. 1983, Costas et al. 1990) oder abnehmende Konzentration an Futteralgen für phagotrophe Dinoflagellaten (Spero & Morée 1981, Tillmann & Nehring in Vorber.) können weitere wichtige Faktoren für die Cystogenese darstellen.

Vor allem für die deutsche Nordseeküste wird aufgrund hoher Konzentrationen von Komplexbildnern (z.B. Huminsäure) Eisen nicht limitiert sein. Sowohl für den Bereich des Wattenmeeres (Hesse et al. 1992) als auch in den hypertrophierten Speicherbecken ist eine anhaltende Nährsalzmangelsituation im Jahresgang nicht gegeben. In diesen Gebieten scheint daher eine Encystierung bei den Dinoflagellaten eher unwahrscheinlich zu sein. Anders hingegen sieht es im küstenferneren Gebiet der Deutschen Bucht und in der Kieler Bucht aus, wo regelmäßig zur Hauptwachstumsperiode starker Nährsalzmangel auftritt (Jochem 1990, Reid et al. 1990).

Von den heute 2000 bekannten Dinoflagellaten-Arten sind bei etwa 5 % die Fähigkeit zur Dauercystenbildung nachgewiesen (vgl. Kap. 3.2.3). Im Gebiet der Kieler Bucht bzw.



Deutschen Bucht bilden ca. 15-25 % der hier lebenden Dinoflagellaten Dauercysten aus. Möglicherweise stellt dieser hohe Prozentsatz an cystenbildenden Dinoflagellaten in deutschen Küstengewässern eine Adaptation an die ausgeprägte physikochemische Dynamik im Küstenbereich der Deutschen Bucht und Kieler Bucht dar, die bei hohem Konkurrenzdruck opportunistischer Arten neben physiologischen Anpassungen der vegetativen Zelle raffiniertere Lebensstrategien erfordert. Zusätzlich kann die Dauercyste aufgrund genetischer Rekombination bei der Sexualität für größere genetische Variabilität bei der neu auskeimenden Population sorgen, was spekulativ betrachtet ökologische Vorteile für diese Organismen bedeuten kann (Tyler et al. 1982, Anderson 1984).

Im Sinne der Habitaterhaltung ist Dauercystenbildung also als erfolgreiche Lebensstrategie anzusehen, die es den Dinoflagellaten ermöglicht, sich durch Sedimentation horizontalen Transportvorgängen aktiv zu entziehen. D.h. die im Sediment deponierten Cysten können nicht ohne weiteres, wie die regulären Populationen, von der Wasserströmung fortgetragen werden. Dadurch wird der Vorteil der (geographischen) Habitaterhaltung erreicht.

**Populationsausweitung:** Untersuchungen über die Sediment-Wasser Grenzschicht haben gezeigt, daß sich bereits in vertikalen Skalenbereichen von 0,1 mm erhebliche Milieuveränderungen vollziehen können (Hylleberg & Riis-Vestergaard 1984). Sedimente in Gebieten mit hoher Sedimentation von organischem Material sind schon direkt unter der Sedimentoberfläche anoxisch (Jørgensen 1982), so daß die meisten der sedimentierten Cysten ohne Licht oder Sauerstoff auskommen müssen. Charakteristisch für Dauercysten ist jedoch die einigermaßen stark ausgebildete Wandung, die äußerst resistent gegen natürliche, extreme Umwelteinflüsse ist. So wurde festgestellt, daß Dauercysten über viele Jahre in anoxischen Sedimenten überleben können (Huber & Nipkow 1922, Dale 1983). Hälterungsexperimente im Dunkeln bei 3-7 °C belegten, daß Dauercysten von *Ceratium hirundinella* nach 6,5 Jahren, von *Peridinium cinctum* nach 16,5 Jahren (Huber & Nipkow 1923), von *Gonyaulax spinifera* und *Protoceratium reticulatum* nach 5,5 Jahren (Dale 1983) sowie von *Scrippsiella trochoidea* nach 11 Monaten (Binder & Anderson 1987) bzw. nach eigenen Untersuchungen nach 17 Monaten keimungsfähig waren.

Aufgrund der Resistenz und langen Überlebensfähigkeit werden Dauercysten immer öfter als ein potentielles Verbreitungsstadium angesehen, durch das fremde Dinoflagellaten-Arten neue Seegebiete "infizieren" können. Der eindeutige Nachweis hierfür ist schwierig zu führen, da, wie bereits in Kapitel 9.1 vermutet, vegetative Zellen, die für ein Meeresgebiet als neu postuliert wurden, in der Vergangenheit nicht eindeutig klassifiziert wurden und erst anhand

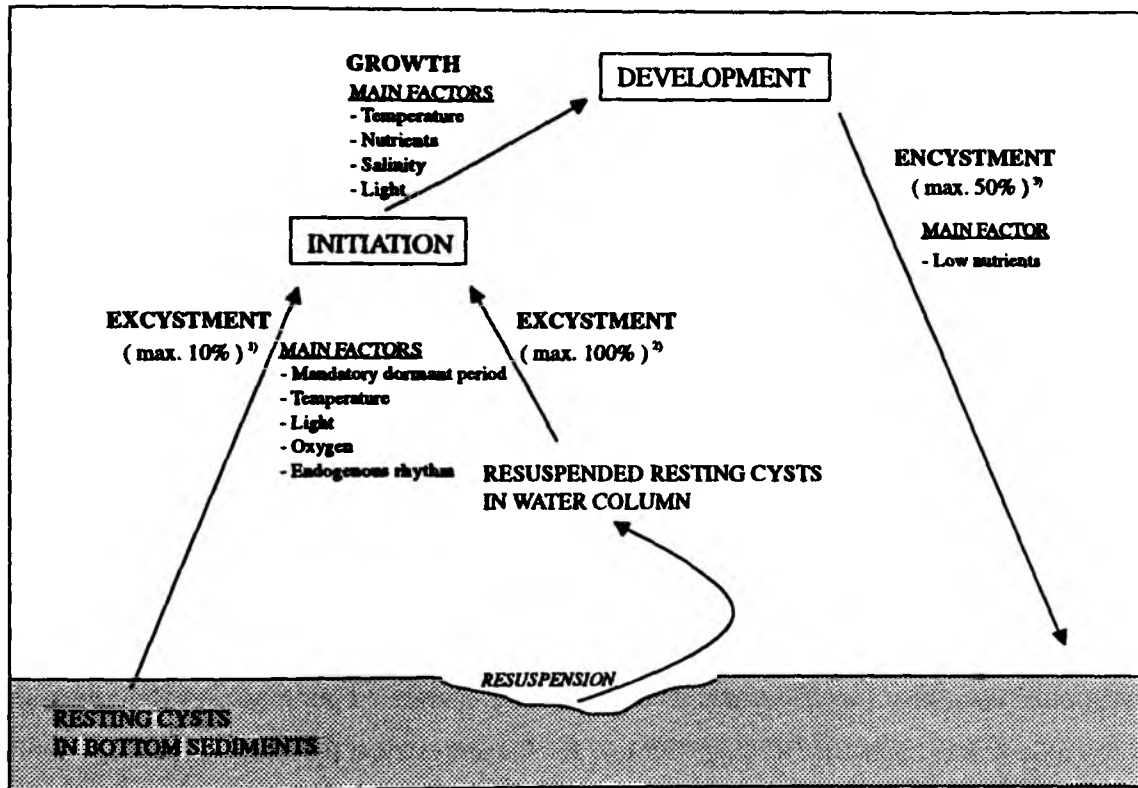


Abb. 9-3. Hypothetische Darstellung des Cystenkeimungserfolges bzw. der Cystenbildungsrate bei Dinoflagellaten (<sup>1)</sup> Anderson et al. 1983; <sup>2)</sup> vgl. Kap. 8.1; <sup>3)</sup> Dale 1979).

ihrer Dauercysten für ein Meeresgebiet nachgewiesen werden. Proctor (1966) konnte für Dauerstadien von Süßwasser-Desmidiaceen eine mögliche Verbreitung mit Zugvögeln aufzeigen. Mag dieser Transportmechanismus z.B. auch für Cyanophyceen und ihre Akineten von Bedeutung sein, so scheinen Dauercysten von Dinoflagellaten aufgrund ihrer geringen Resistenz gegen Austrocknung (Dale 1983) nur über kurze Strecken im an Vogelfüßen anhaftenden Schlick verbreitet werden (Langhans 1925). Für die Advektion von Küstenplankton spielt das jeweilige Strömungssystem der Schelfregion eine wichtige Rolle. Aufgrund ihrer geringen Größe und ihres geringen Gewichtes können auch Cysten mit der Wasserströmung transportiert werden (Anderson et al. 1985 b, Sarjeant et al. 1987) und als Indikatoren Wassermassen charakterisieren (vgl. Kap. 9.1). Quantitative Angaben über das Vorkommen von Dauercysten in der Wassersäule sind sehr selten. Ayres & Cullum (1978) fanden an der Nordost-Küste Großbritanniens im Juni 1970 während einer *in situ* Encystierung von Dinoflagellaten im Plankton über 15000 Dauercysten  $\text{dm}^{-3}$ . Balch et al. (1983) konnten in 99 % ihrer aus dem britischen Küstengebiet des Englischen Kanals untersuchten Wasserproben resuspendierte Dauercysten mit einer Maximalkonzentration von 14 lebenden Cysten  $\text{dm}^{-3}$  nachweisen, was somit größenordnungsmäßig im Bereich des Dauercystenvor-

kommens im Pelagial der Deutschen Bucht liegt. Der Transport von Dauercysten mit Meeresströmungen wurde auch für das rezente Auftreten von *G. catenatum*-Cysten in Nordeuropa verantwortlich gemacht wird (vgl. Kap. 9.3). MacLean (1989) dokumentierte die außergewöhnliche Ausbreitung des cystenbildenden toxischen Dinoflagellaten *Pyrodinium bahamense* var. *compressum* im Indo-Pazifikraum zwischen 1972 und 1984 und setzte das Auftreten toxischer Blüten dieser Art in Beziehung mit einer südlichen Oszillation des El Niño in diesem Gebiet. Speziell für ästuarine Dinoflagellaten mit ihren besonderen Nährstoffansprüchen (z.B. Huminsubstanzen) ist jedoch eine ozeanüberschreitende Verbreitung mit Strömungen stark eingeschränkt. Wie es für Makrozoorganismen seit langem bekannt ist (Carlton 1985), gelang es aber gerade für die potentiell toxischen Dinoflagellaten, Ballastwasser von Schiffen als Quelle für die Ausbreitung von einigen Arten aufzuzeigen (Hallegraeff & Bolch 1992). Auf diesem Wege wurden höchstwahrscheinlich Dauercysten der toxischen Dinoflagellaten *Alexandrium catenella*, *A. minutum* und *Gymnodinium catenatum* von Japan nach Tasmanien transportiert. Durch Abpumpen des Ballastwassers wurden Sedimente in einem Hafengebiet mit den Dauercysten infiziert (Hallegraeff & Bolch 1991). Von hier breiteten sich die Arten weitflächig aus und führten zu massiven toxischen Blüten, die für starke Verluste in der Muschelwirtschaft sorgten (Hallegraeff & Sumner 1986).

**Rekrutierung:** Als Verursacher der paralytischen Muschelvergiftung werden neben den motilen toxischen Dinoflagellaten-Zellen auch ihre resuspendierten Dauercysten diskutiert. An der amerikanischen Küste wurde mehrmals Toxizität bei Muscheln im Winter bei 4 °C Wassertemperatur festgestellt, obwohl vegetative toxische Zellen zu diesem Zeitpunkt in der Wassersäule nicht nachzuweisen waren. Dale et al. (1978) isolierten aus natürlichen Sedimenten toxische *Alexandrium excavata*-Cysten und vermuteten, daß die Dauercysten resuspendiert wurden und die PSP-Fälle verursachten. Der Gehalt an Saxitoxin je Cyste war mehr als eine Größenordnung höher als in vegetativen Zellen (Dale et al. 1978), was möglicherweise ein Charakteristikum des Zygotenstadiums bei dieser Art ist. Da die Cysten von *A. excavata* nicht sehr widerstandsfähig sind, vermuteten Dale et al. weiter, daß die Cysten bei Aufnahme durch Muscheln aufgeschlossen werden. Weitere Untersuchungen zeigten Beziehungen zwischen der Verteilung von Dauercysten im Sediment und dem Auftreten von PSP auf, vor allem während des Winters (u.a. Lewis et al. 1979, Yentsch & Mague 1979, Anderson et al. 1982 b, White & Lewis 1982). Auch in anderen Seegebieten wurden resuspendierte Dauercysten von *A. catenella* (Lirdwitayaprasit et al. 1990), *A.*

*fundyense* (Hawryluk et al. 1992) bzw. *A. tamarense* (Bourne 1964, Hsu et al. 1979) für PSP-Intoxikationen bei Muscheln verantwortlich gemacht. Bis heute gibt es jedoch keinen Nachweis über die Herkunft und Bindungsstelle der Toxine in Dauercysten. In Laboruntersuchungen an Muscheln, die eine *A. tamarense*-Cystensuspension gefressen hatten, konnten neben unverdauten, aber toten auch viele lebende toxische Cysten aus ausgeschiedenen Kotballen der Tiere isoliert werden (Anderson 1984). Der Autor vermutet, daß die Aufnahme von Toxinen aus Dauercysten zumindest teilweise keinen hocheffizienten Prozeß darstellt. Bis heute gibt es keine umfassenden Untersuchungen, inwieweit der Cystenbestand im Sediment durch Fraß von Makrozoobenthosorganismen nachhaltig beeinflußt wird. Es ist aber eine artspezifische Selektivität zu vermuten. Eigene Beobachtungen konnten keine Zerstörung des Protoplasmas z.B. bei *Protoceratium reticulatum* Cysten trotz Behandlung mit 10-20 %iger Salzsäure und mehrtägigem Lagern in 38-40 %iger Flußsäure feststellen (vgl. Kap. 3.1.3).

Bei einigen Dinoflagellaten-Arten ist die Existenz von toxischen und nicht-toxischen Stämmen dokumentiert. Es scheint, daß verschiedene Umweltparameter (z.B. Salinität, Nährsalzkonzentrationen) einen Einfluß auf die Höhe des Toxingehaltes der vegetativen Zelle besitzen (White 1978, Oshima et al. 1982, Sukhanova et al. 1988). Damit wäre auch zu erklären, warum PSP in bestimmten Meeresgebieten - trotz Vorkommen von potentiell toxischen Formen - nicht auftritt (Maranda et al. 1985). Yentsch et al. (1978) konnten nachweisen, daß charakteristische *A. excavata*-Dauercysten nur dort in Sedimenten auftraten, wo es zu PSP-Fällen gekommen war. Sie fehlten jedoch in Gebieten, wo die nicht-toxische Variante geblüht hatte. Inwieweit die genetische Rekombination bei der Cystenbildung einen Einfluß auf die Toxizität der nachfolgenden Generation hat bzw. bei den Dauercysten selbst besitzt, ist unbekannt. Fanden Oshima et al. (1982) auch einen großen Unterschied im Toxingehalt zwischen Cyste und vegetativer Zelle bei *A. tamarense*, so konnten bei Untersuchungen von White & Lewis (1982), Jamieson & Chandler (1983) und Cembella et al. (1990) im Gegensatz zu den Ergebnissen von Dale et al. (1978) bei *A. excavata* keine diesbezüglichen Toxizitätsunterschiede festgestellt werden.

Dauercysten stellen ein Rekrutierungspotential für Dinoflagellaten dar, unterliegen aber einer Nichtkeimfähigkeitsperiode. Direkt nach ihrer Bildung kann aus einer Dauercyste auch bei optimalen Bedingungen der Protoplast nicht sofort ausschlüpfen. Die kürzeste Nichtkeimfähigkeitszeit, die bisher für Dinoflagellaten beobachtet worden ist, beträgt bei *Peridinium gatunense* 12 Stunden (Pfiester 1977); Bei vielen anderen Arten konnte erst nach Wochen oder Monaten Keimung induziert werden (*Scrippsiella trochoidea* und *Gonyaulax monilata*

3 bis 4 Wochen; *Alexandrium tamarense* 4 Wochen; *Woloszynskia apiculata* und *Gymnodinium pseudopalustre* bis zu 7 Wochen; *Peridinium cinctum* und *P. willei* 7 bis 8 Wochen) (v. Stosch 1973, Pfister 1975, 1976, Walker & Steidinger 1979, Anderson 1980, Fukuyo et al. 1982, Anderson & Keafer 1987, Binder & Anderson 1987).

Nach Ablauf der Nichtkeimfähigkeitsperiode ist die Temperatur eine der Hauptfaktoren für die Keimung. Das Optimum liegt meistens in einer engen Temperaturspanne; tiefe Temperaturen ( $< 6^{\circ}\text{C}$ ) können die Keimung verzögern bzw. ganz verhindern (Binder & Anderson 1987). So keimten *A. tamarense*-Cysten bei  $5^{\circ}\text{C}$  erst nach 4 bis 6 Monaten aus, bei  $22^{\circ}\text{C}$  jedoch schon nach einem Monat (Anderson 1980). Obwohl aber optimale Temperaturen zur Keimung vorlagen, stellten Anderson & Morel (1979) sowie Anderson et al. (1983) fest, daß nur 10 % der *A. tamarense*-Cysten im Sediment auskeimten (Abb. 9-3). Wie bei der Cystenbildung scheinen daher weitere Faktoren eine Rolle zu spielen, muß doch ein Großteil der Cysten im Sediment ohne Licht und Sauerstoff auskommen. Anderson et al. (1987) konnte durch umfangreiche Keimungsexperimente nachweisen, daß anoxische Verhältnisse vollständig ein Auskeimen verhindern, was durch die Untersuchungen von Blanco (1990) bestätigt wurde. Dieses erklärt auch, warum vor allem in tieferen Sedimentschichten oftmals mehr lebende Dauercysten zu finden sind als direkt an der Oberfläche. Bei höheren Sauerstoffkonzentrationen keimten Dauercysten von *Gonyaulax polyedra* und *Scrippsiella trochoidea* nur im Hellen, drei andere Arten keimten auch im Dunkeln, besaßen jedoch eine höhere Keimungsrate im Hellen (*A. tamarense*, *Gonyaulax verior* und *Scrippsiella* sp.); *G. rugosum* zeigte keine Unterschiede (Watanabe et al. 1982, Anderson et al. 1987, Binder & Anderson 1986). Bei *A. tamarense*-Cysten aus tieferen Küstengewässern mit relativ konstanten Umweltbedingungen zeigten Anderson & Keafer (1987), daß Excystierung auch durch einen endogenen Jahresrhythmus nach Art einer inneren Uhr gesteuert werden kann und zwar unabhängig von eigentlich keimungshemmenden, tiefen Wassertemperaturen. Hierdurch wird ein regelmäßiges Auskeimen garantiert, was insbesondere auch für Cysten aus küstennahen, flacheren Gebieten von Nutzen sein kann, da hier von Jahr zu Jahr große Unterschiede in den Milieubedingungen auftreten können.

Endogener Rhythmus ist bei einer Vielzahl von Lebewesen festgestellt worden (Enright 1975, Bünning 1977, Winfree 1986). Im Falle der Cystenkeimung gelang es jedoch erstmalig einen endogenen circaannuellen Rhythmus bei einer marinen Pflanze nachzuweisen. Es liegen aber bisher keine Hinweise vor, welcher Zeitgeber die innere Uhr bei *A. tamarense*-Cysten stellt. Möglicherweise sind hierfür chronophysiologische Mechanismen verantwortlich, wie sie erst kürzlich an der Taufliege *Drosophila melanogaster* und einem niederen

Pils (*Neurospira crassa*) festgestellt werden konnten (Aronson et al. 1994, Page 1994, Sehgal et al. 1994, Voss hall et al. 1994).

Nährsalzkonzentrationen im Wasser spielen für den Keimungserfolg eine untergeordnete Rolle (Anderson & Wall 1978, Anderson & Morel 1979, Binder & Anderson 1987), wie auch durch die vorliegenden Keimungsexperimente bestätigt wurde. Beobachtungen von Burkholder et al. (1992) an einem neuen toxischen Dinoflagellaten (*Pfiesteria piscimorte*), der für Massensterben von Fischen verantwortlich gemacht wurde, weisen daraufhin, daß die Keimung dieser Art durch Signalstoffe lebender Fische bzw. durch deren frische Exkrete im Wasser induziert wird.

Die gute Übereinstimmung von toxischen Dinoflagellatenblüten mit der Verteilung der Cysten im Sediment (vgl. Kap. 9.1) sowie der Nachweis von frischgekeimten Planomeiocyten von *Alexandrium tamarense* im Frühling unmittelbar vor einer Blüte (Anderson et al. 1983) unterstützen die Vermutung, daß keimende Dauercysten als potentielle Auslöser toxischer Blüten fungieren. Wie bereits dargelegt, sind jedoch eine Vielzahl unterschiedlicher Milieufaktoren für eine erfolgreiche Keimung ausschlaggebend. Ein Großteil des Cystenbestandes kann daher vermutlich nicht aktiv für eine Wiederbesiedlung der Wassersäule vom Sediment aus beitragen. So ist die Größe der Inokulation relativ klein im Gegensatz zu der nachfolgenden, schnellen Vermehrung der sich asexuell teilenden motilen Zellen. Dauercysten können sich aber über Jahre im Sediment stark anreichern. Bioturbation bzw. Resuspension können diese Cysten wieder an die Sedimentoberfläche oder in die Wassersäule mit zusätzlich verbesserten Lichtverhältnissen zurückbringen (Balch et al. 1983, Marcus & Schmidt-Gegenbach 1986). Die Laborexperimente zeigten teilweise einen 100 %igen Keimungserfolg der Dauercysten bei den Milieubedingungen, die während des Sommerhalbjahres in oberflächennahen Wasserschichten anzutreffen sind. Es ist daher zu vermuten, daß resuspendierte Cysten für eine verstärkte Inokulation, verbunden mit massiver spontaner Keimung, sorgen, was wiederum das Auftreten von Algenblüten beschleunigen würde (Abb. 9-3). Anhand der vorgefundenen *Scrippsiella trochoidea* bzw. *Protoperdinium* cf. *divergens* Dauercystenkonzentrationen in Nordsee- bzw. Ostseesedimenten, könnte Resuspension zu einer Ausgangskonzentration von 300 bzw. 900 Zellen dm<sup>-3</sup> über die gesamte Wassersäule führen. Lewis et al. (1985) errechneten, daß schon etwa 1 keimende Cyste pro Liter eines ganzen Seegebietes eine *Gonyaulax polyedra* Blüte in einem schottischen Fjord auslösen könnte.

Die vorliegenden Untersuchungen über die Speicherbecken an der schleswig-holsteinischen Westküste zeigen, daß Dauercysten auch hier ein potentielles Saatbeet darstellen, jedoch

Dinoflagellaten in diesen vor allem im Sommer durch massive Änderungen der Salinität bestimmten Gebieten die Phytoplanktonentwicklung nicht nachhaltig beeinflussen. Die durch Nehring (1992) dokumentierte Temporärcystenbildung in einem kleinen Rückhaltebecken an der deutschen Nordseeküste (Heringsand; vgl. Kap. 2) wurde in den untersuchten Brackwasserbecken des Beltringharder und Dithmarscher Kooges als Lebensstrategie bei den hier lebenden Dinoflagellaten nicht gefunden.

Für den Bereich der Deutschen Bucht und Kieler Bucht belegen die hier durchgeführten Planktonanalysen, daß dauercystenbildende Dinoflagellaten zu bestimmten Jahreszeiten regelmäßig im Pelagial auftreten und teilweise (z.B. *Scrippsiella trochoidea*, *Polykrikos schwartzii*) hohe Zellkonzentrationen erreichen können (M. Elbrächter & K.-J. Hesse pers. Mitt.). Dauercysten stellen somit ein bisher wenig beachtetes Rekrutierungspotential für Dinoflagellaten in der Deutschen Bucht und Kieler Bucht dar. Es ist jedoch auffällig, daß nach dem derzeitigen Kenntnisstand im Gegensatz zu anderen Meeresgebieten (s.o.) bislang keine Blüten von cystenbildenden Dinoflagellaten in den deutschen Küstengewässern aufgetreten sind. Die hier beobachteten Massenentwicklungen von Dinoflagellaten wurden vorwiegend von den Arten *Ceratium furca*, *C. fusus*, *Dinophysis* spp., *Gymnodinium* spp., *Gyrodinium aureolum*, *Heterocapsa triquetra*, *Noctiluca scintillans* und *Prorocentrum* spp. verursacht (u.a. Lenz 1977, Gillbricht 1983, Doerffer & Amann 1984, Kimor et al. 1985, Schaumann et al. 1988, Hesse et al. 1989, Hickel et al. 1992, Nehring et al. im Druck).

### 9.3 *Gymnodinium catenatum* in Europa: Ein wachsendes Problem?

Unter den Dinoflagellaten gibt es mehrere Arten, die für das weltweite Auftreten von paralytischer Muschelvergiftung (PSP) verantwortlich gemacht werden (vgl. Tab. 1-1). Die beiden einzigen Arten in Nordeuropa, die gegenwärtig zu PSP-Problemen führen, sind *Alexandrium excavatum/tamarense* (u.a. Moestrup & Hansen 1988) und *A. minutum* (Nezan & Ledoux 1989) (vgl. Kap. 9.1).

Eine in Südeuropa verbreitete PSP verursachende Art ist *Gymnodinium catenatum*, erstmalig aus dem Golf von Kalifornien beschrieben (Graham 1943). Während der letzten 20 Jahre wurde diese charakteristische kettenbildende und schwach bepanzerte phototrophe Art (Blackburn et al. 1989, Hallegraeff et al. 1991) immer häufiger mit PSP-Fällen in Verbindung gebracht (Tab. 9-2) und für viele neue Seegebiete z.B. von Argentinien (Balech 1964), China (Qi 1992), den Philippinen (Fukuyo et al. 1993), Palau (nach Hallegraeff 1993) und

Rußland (Konovalova 1993) nachgewiesen. Molekulargenetische Untersuchungen an verschiedenen Populationen von *G. catenatum* (Argentinien, Japan, Mexiko, Portugal, Spanien, Tasmanien) zeigten eine sehr nahe Verwandtschaft unter ihnen auf (Blackburn et al. 1989, Blackburn pers. Mitt. in Hallegraeff & Bolch 1992), was auf eine noch nicht lange zurückliegende Verbreitung eines einzigen genetischen Stammes hinweist. Die weltweite Verbreitung von *G. catenatum* wird somit auf den Transport von vegetativen Zellen oder Dauercysten dieser Art im Ballastwasser oder mit Meeresströmungen in jüngster Zeit zurückgeführt (Hallegraeff et al. 1988 a,b).

Tab. 9-2. Toxische Blüten von *Gymnodinium catenatum* mit nachgewiesener paralytischer Muschelvergiftung.

Ort	Jahr	Referenz
Spanien (Atlantikküste)	1976, 1981, seit 1985	Campos et al. 1982, Martinez et al. 1991
Mexiko	1979	Mee et al. 1979
Japan	1986	Ikeda et al. 1989
Portugal (Nordwest-Küste)	1986, 1987	Franca & Almeida 1989
Tasmanien	1986, 1987, 1991	Hallegraeff 1993
Venezuela	1988	Barbera-Sanchez et al. 1993
Spanien (Mittelmeerküste)	1989	Bravo et al. 1990
Uruguay	1992	Méndez & Brazeiro 1993
Portugal (Südwest- und Süd-Küste)	1992, 1993	Sousa et al. 1993

Es gibt Hinweise, daß *G. catenatum* sich in Europa während der letzten Jahre von der nordwestlichen Küste Spaniens in Richtung Süden (1981 nachgewiesen in Portugal, Estrada et al. 1984) bis ins Mittelmeer (1989 nachgewiesen in Malaga, Bravo et al. 1990) ausgebreitet hat bzw. sich auch in Richtung Norden ausdehnt (Golf von Biscaya, nach Wyatt 1992) (Abb. 9-4; Tab. 9-3). Das erstmalige Auftreten von *G. catenatum* in Europa an der Küste von Galicien im Jahre 1976 könnte nach Meinung von Wyatt (1992) auf einen transozeanischen Transport vom westlichen Atlantik her zurückzuführen sein. Ein möglicher Vektor könnte die spanische Hochseefischereiflotte gewesen sein, die im Jahre 1976 begann, in argentinischen Gewässern zu operieren, wo *G. catenatum* seit 1961 bekannt ist (Balech 1964). Trotz umfangreicher Untersuchungen im küstenfernen Gebiet von Galicien konnte hier nie *G. catenatum* nachgewiesen werden, so daß diese Art als neritische Form anzusehen ist (Fraga et al. 1993 b). Bisher ist das marokkanische Küstengebiet planktologisch nicht untersucht worden, aber das potentielle Vorkommen von PSP verursachenden Algen ist hier sehr wahrscheinlich, denn 1982 wurden hohe PSP Konzentrationen in Muscheln von der Atlantikküste Marokkos festgestellt (Tber pers. Mitt. in Baddy 1992). Möglicherweise stellte



Tab. 9-3. Vorkommen von *Gymnodinium catenatum* als vegetative Zelle und Dauercyste in Europa und Nordafrika (Lage der Orte siehe Abb. 9-4; [ ] = kein eindeutiger Nachweis).

Ort	Jahr	Stadium	Referenz
1 Kattegat/Skagerrak	6000 bis 300 J.v.h.	Dauercyste	Dale et al. 1993 a
2 Bucht von Aarhus	1987, 1989	Dauercyste	M. Ellegaard pers. Mitt.
3 Sund	1989	Dauercyste	M. Ellegaard pers. Mitt.
4 Kieler Bucht	1993	Dauercyste	Nehring
5 Deutsche Bucht	1992 1993	Dauercyste	Nehring
6 Normandie	1983, 1984	[vegetative Zelle]	Paulmier 1992
7 Golf von Biscaya	?	[vegetative Zelle]	nach Wyatt 1992
8 Galicien	seit 1976	vegetative Zelle	Fraga et al. 1993
9 Ria de Vigo	1984	Dauercyste	Bravo 1986
10 Espinho, Aveiro Ästuar	seit 1986	vegetative Zelle	Franca et al. 1993
11 Obidos	seit 1986	vegetative Zelle	Franca et al. 1993
12 Lissabon/Schibal	1992, 1993	vegetative Zelle	Sousa et al. 1993
13 Sines	1981	vegetative Zelle	Estrada et al. 1984
14 Algarve	1992, 1993	vegetative Zelle	Sousa et al. 1993
15 Marokko (Atlantikküste)	1982	[vegetative Zelle]	Baddy 1992
16 Malaga	1989	vegetative Zelle	Bravo et al. 1990
17 Marokko (Mittelmeerküste)	1989	[vegetative Zelle]	Bravo et al. 1990
18 Valencia	1989	[vegetative Zelle]	Reguera et al. 1991
19 Tarragona	1989	[vegetative Zelle]	Reguera et al. 1991
20 Adriatisches Meer	1990	[vegetative Zelle]	Reguera et al. 1991

dieses Seegebiet das Refugium für *G. catenatum* dar, das es dieser Art ermöglichte, die iberische Halbinsel zu besiedeln; es wäre daher nicht notwendig, einen rezenten trans-Atlantiktransport zu postulieren.

*G. catenatum* verursachte 1976 auch durch den Export von PSP kontaminierten Muschelkonserven von Galicien nach Westeuropa über 100 dokumentierte Vergiftungsfälle bei Menschen, darunter in Deutschland bei 19 Personen im Rhein/Main-Gebiet (Lüthy 1979). Das zur Gruppe der Saxitoxine gehörende Gift dieser Alge kann starke Lähmungserscheinungen beim Menschen sogar mit letaler Folge (Atemlähmung) verursachen (Oshima et al. 1993). Mehrmals wurde in den achtziger Jahren vor dem Verzehr von spanischen Muschelkonserven auch in Deutschland gewarnt.

Vegetative Zellen von *G. catenatum* wurden bisher in keiner der zahlreichen Phytoplanktonanalysen aus Nordeuropa nachgewiesen. Aufgrund der Fossilierbarkeit der Dauercysten von *G. catenatum* besteht jedoch die Möglichkeit, fossile Sedimente auf das Auftreten dieser Art in der Vergangenheit zu überprüfen. Durch flächendeckende Sedimentuntersuchungen 1983/84 im Bereich des Kattegats konnten subfossile Cysten von *G. catenatum* für den Zeitraum 4000 v.Chr. bis 1700 n.Chr. für ein 20.000 km<sup>2</sup> umfassendes Gebiet nachgewiesen

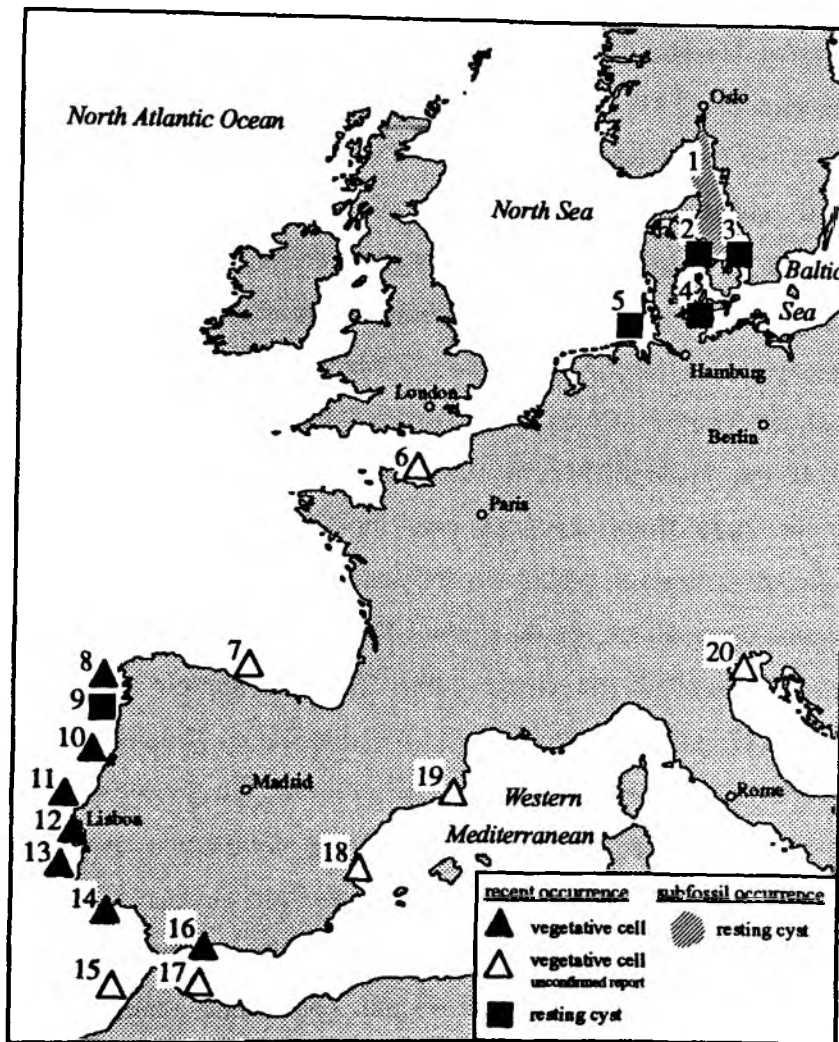


Abb. 9-4. Vorkommen von *Gymnodinium catenatum* als vegetative Zelle und Dauercyste in Europa und Nordafrika (Referenzen siehe Tab. 9-3).

werden (Dale et al. 1993 a). Die besonders hohen Cystenkonzentrationen im Zeitraum 0-1500 n.Chr. deuten auf weitflächige Blüten dieser Art im damaligen Kattegat hin. Interaktionen zwischen **klimatischen** Veränderungen und lokaler Hydrographie waren anscheinend wichtige Regulatoren für das Auftreten dieser fossilen Blüten, wobei vor allem der Einstrom von wärmeren Wassermassen für das damalige Auftreten der Art verantwortlich sein soll (Dale & Nordberg 1993); *G. catenatum* scheint aber während der kleinen Zwischeneiszeit vor 300 Jahren ausgestorben zu sein, denn in datierten oberflächennahen Sedimentschichten des Kattegats wurden ab diesem Zeitpunkt keine lebenden Cysten mehr gefunden (Dale & Nordberg 1993).

Während einer Beprobung rezenter Sedimente des Kattegats im Jahre 1987 sowie einer

weiteren Beprobung 1989 konnten sowohl in der Nähe von Aarhus als auch im Sund überraschenderweise lebende Cysten von *G. catenatum* entdeckt werden (Ellegaard et al. 1993, M. Ellegaard pers. Mitt.). Im Laufe der vorliegenden Untersuchung fanden sich erstmalig 1992 in der Deutschen Bucht und 1993 auch in der Kieler Bucht lebende Cysten dieser Art. Diese isolierten Cysten besitzen identische morphologische Formgebung, sind aber mit 30-40 µm Durchmesser etwas kleiner als die Cysten von *G. catenatum*, die aus anderen Meeresgebieten beschrieben sind (Cystendurchmesser von *G. catenatum*: Spanien: 38-60 µm (Anderson et al. 1988), 40 µm (Blanco 1989 c), 49 µm (Bravo 1986); Tasmanien: 42-52 µm (Blackburn et al. 1989), 43-55 µm (Bolch & Hallegraeff 1990), 37 µm (Hallegraeff et al. 1988 b), 40 µm (Hallegraeff et al. 1989); unbekannte Region: 44 µm (Hallegraeff & Bolch 1992)). In ihren Untersuchungen über die Cystenflora tasmanischer Sedimente beschreiben Bolch & Hallegraeff (1990) einen Cystentypen *Gymnodinium* sp. 1, der äußerlich einer *G. catenatum*-Cyste ähnelt, jedoch mit nur 17-22 µm im Durchmesser sehr viel kleiner ist. Zwei Cysten konnten zum Auskeimen gebracht werden und produzierten kleine Ketten im 2-Zellstadium (17 µm Zelldurchmesser). Ähnliche kleine Kolonien wurden auch aus Spanien und Italien beschrieben (Fraga & Sanchez 1985, Carrada et al. 1988, 1991). Sie repräsentieren möglicherweise eine bisher unbekannte *Gyrodinium* Art (Fraga et al. im Druck). Die Größe der subfossilen Cysten von *G. catenatum* aus dem Kattegat, beschrieben als "Varia type A" in Nordberg & Bergsten (1989), variierte zwischen 20 bis 60 µm bei einem mittleren Durchmesser von 25 bis 40 µm. Die Größe stimmt somit mit der der kürzlich entdeckten, lebenden Cysten aus diesem Meeresgebiet überein.

Aufgrund der besonderen Relevanz dieser Ergebnisse ergeben sich zwingend zwei Fragen:

- Woher stammen die lebenden Dauercysten von *Gymnodinium catenatum* in Nordeuropa?
- Kann dieser Dinoflagellat heute in Nordeuropa leben und zu Problemen in der Aquakultur führen?

Zwei mögliche Erklärungen für das Vorkommen von lebenden *G. catenatum* in rezenten Sedimenten Nordeuropas sind denkbar: a) Die Dauercysten sind Teil einer Reliktpopulation, die auf ein von Dale et al. (1993 a) dokumentiertes subfossiles Vorkommen dieser Art im Bereich des Kattegats zurückzuführen ist, oder b) sie sind eine rezente Ergänzung der Cystenflora via Transport mit Meeresströmungen, Ballastwasser etc.

Es ist theoretisch denkbar, daß *G. catenatum* über die Jahrhunderte unentdeckt im Bereich des Kattegats überlebt hat, aber die umfangreichen Cystenuntersuchungen von Nordberg &

Bergsten (1988) zwischen 1983-1985 zeigen recht deutlich, daß keine lebenden Dauercysten während dieser Zeit in den Oberflächensedimenten des Kattegats vorkamen. Auch in den umfangreichen Cystenuntersuchungen an rezenten Sedimenten im Bereich der englischen und norwegischen Küsten im Zeitraum von 1970 bis 1980 wurden keine Cysten von *G. catenatum* nachgewiesen (Reid 1972, 1974, 1975 & 1977, Dale 1976), so daß - im Einklang mit den negativen Befunden der Phytoplanktonanalysen - eine kürzlich erfolgte Rekolonisation Nordeuropas nach drei Jahrhunderten der Abstinenz zu postulieren ist.

Die atlantische Küste von Spanien gilt als nördlichstes Verbreitungsgebiet vegetativer Zellen von *G. catenatum* in Europa (Estrada et al. 1984, Wyatt 1992). Es gibt jedoch Hinweise bei Paulmier (1982), daß eine als *G. cf. catenatum* identifizierte Form an der französischen Kanalküste 1983 und 1984 vorkam. Die durch Paulmier gegebenen Beschreibungen und inversen Abbildungen dieses Dinoflagellaten entsprechen in Größe und Form den Individuen, die in Untersuchungen von Ellegaard et al. (1993) und in der vorliegenden Studie aus *G. catenatum*-Cysten schlüpften (Abb. 9-5). Die Reduzierung der Kettenlänge von *G. catenatum* im Vergleich zu spanischen Individuen könnte durch Unterschiede in den vorherrschenden Milieubedingungen, wie z.B. Temperatur, Salinität, Nährstoffgehalt begründet liegen. Unter suboptimalen Bedingungen bzw. in der stationären Wachstumsphase bildete die langkettige Form von *G. catenatum* vor allem Einzelzellen aus (Blackburn et al. 1989). Möglicherweise ist die nordeuropäische Form als besonderer Ökotyp oder als eine nicht-kettenbildende Variante anzusehen.

Anhand der Kontamination des Meerwassers mit dem radioaktiven Tracer  $^{137}\text{CS}$  als Folge eines radioaktiven Unfalls in der Wiederaufbereitungsanlage La Hague (Normandie) im Februar 1971 konnte eine Transportdauer der Wassermassen vom Englischen Kanal über die Deutsche Bucht bis zur Skagerrak/Kattegat-Region von 16 bis 26 Monaten berechnet werden (Kautsky 1973). Die Nordsee unterliegt jedoch einer Vielzahl verschiedener Einflüsse (u.a. Winddruck, Gezeitenströmungen), durch die starke regionale und zeitliche Variationen auftreten können. So durchströmten in einer numerischen Simulation mit einem dreidimensionalen Strömungsmodell nach Backhaus (1985) Wasserpartikel die Strecke Dover-Straße bis zur Skagerrak/Kattegat-Region innerhalb von nur 3 Monaten (Hainbucher et al. 1987).

Die ersten lebenden Cysten von *G. catenatum* im Kattegat wurden durch M. Ellegaard (pers. Mitt.) im Jahre 1987 gefunden. Es liegt nahe, daß in den 80iger Jahren *G. catenatum*-Zellen (als vegetative Zelle oder als Dauercyste) von der spanischen Atlantikküste in den Englischen Kanal gelangten. Dieses wäre ein Transportweg, wie er schon lange für das lusitanische Plankton (u.a. der Copepode *Euchaeta hebes* und die Meduse *Liriope exigua*) im

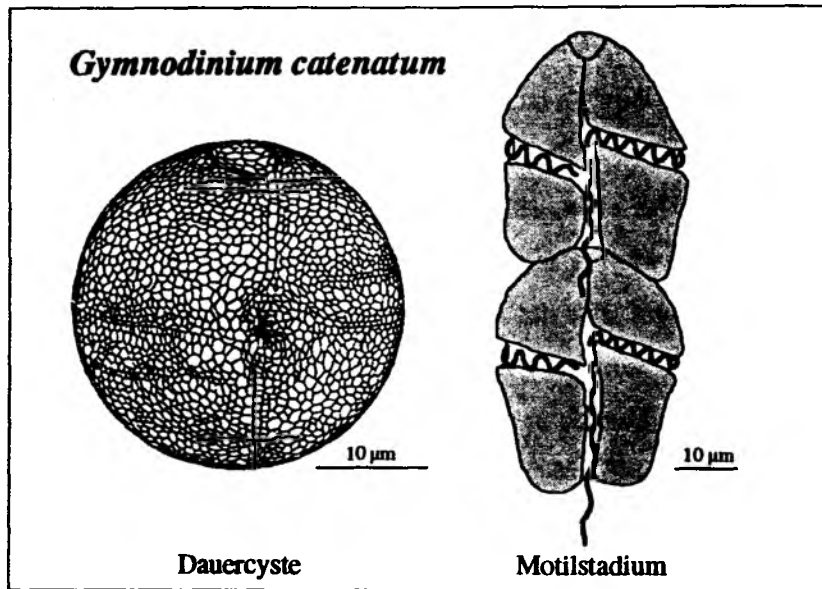


Abb. 9-5. Die zwei Gesichter des Dinoflagellaten *Gymnodinium catenatum* - Dauercyste und vegetatives Stadium.

Levantinischen Zwischenwasser mediterranen Ursprungs bekannt ist, das durch die Meerenge von Gibraltar z.T. entlang der iberischen Atlantikküste an der Biskaya aufsteigt und von dort bis zu den Britischen Inseln und in den Englischen Kanal vordringt (Russell 1935, Southward 1961). Von dort wurden *G. catenatum*-Zellen vermutlich mit der Strömung in die südliche Nordsee und dann mit der vorherrschenden nordostwärts gerichteten Strömung durch die Deutsche Bucht zur Skagerrak/Kattegat-Region transportiert. Ein derartiger Partikeltransport ist für Siltpartikel nachgewiesen (Irion 1988) (Distanz: Spanien - Deutsche Bucht = 1900 km; Deutsche Bucht - Kattegat = 700 km). Vom Kattegat könnten dann vermehrt Zellen, vermutlich begünstigt durch den massiven Einbruch salzhaltigen Nordseewassers in die Ostsee im Januar 1993 (Anonymous 1993), bis in die Kieler Bucht gelangt sein (Distanz: Kattegat - Kieler Bucht = 100 km). Dieses Szenario scheint sehr wahrscheinlich, wurden doch Cysten von *G. catenatum* hauptsächlich im tieferen Bereich der Kieler Bucht gefunden. Zusätzlich lag das Verhältnis von lebenden zu leeren Cysten im Gegensatz zu der Situation in der Deutschen Bucht bei  $> 1$ , was auf eine relativ frische Infizierung des Gebietes hindeutet. Wenn die hier aufgestellte Hypothese zutreffend ist, dann müßten lebende und leere Cysten von *G. catenatum* mit großer Wahrscheinlichkeit an der Atlantik- und Kanalküste Frankreichs, an der holländischen und dänischen Nordseeküste sowie im Bereich des Skagerraks vorhanden sein.

Eine ähnliche Advektion von der atlantischen Küste Frankreichs in die Deutsche Bucht wird für die Diatomee *Coscinodiscus wailesii* vermutet (Hesse et al. im Druck). *C. wailesii* war

bisher nur aus dem indopazifischen Raum bekannt und wurde höchstwahrscheinlich mit japanischen Austersezlingen nach Frankreich eingeschleppt (Rincé & Paulmier 1986). Erstmals auffällig in Europa wurde diese Art im Jahre 1977 an der Südwest-Küste Englands, wo durch eine Massenblüte und enorme Mengen abgesonderten Schleimstoffes die Fischerei stark beeinträchtigt wurde (Boalch & Harbour 1977). Seit 1984 ist *C. wailesii* fester Bestandteil der Frühjahrsblüte in der Deutschen Bucht (Hesse et al. im Druck).

Aufgrund der zunehmenden Abundanzen und der regelmäßigen Verteilung von *G. catenatum*-Cysten in der Deutschen Bucht ist zu vermuten, daß die Cysten dieser Art nicht durch Advektion in das Gebiet gelangt sind, sondern hier autochthon produziert werden. Die positiven Keimungsexperimente bestätigen diese Hypothese. Jedoch sind bisher für den gesamten nordeuropäischen Raum keine vegetativen Zellen von *G. catenatum* in der Wassersäule nachgewiesen worden. Möglicherweise ist dies auf ihre schwache Bepanzerung und die dadurch bedingte schwierigere Identifizierung in fixierten Proben zurückzuführen.

Das Auftreten einer toxischen *G. catenatum*-Blüte an der spanischen Küste wurde in Zusammenhang gebracht mit Sedimentumlagerungen, die mit einer verstärkten Resuspension von Dauercysten und ihrer anschließenden massiven Keimung verbunden war (Figueiras & Pazos 1991). In gleicher Weise könnten die Dauercysten von *G. catenatum* in den Sedimenten von Nord- und Ostsee bzw. den beobachteten resuspendierten Cysten vor allem im Bereich des Wattenmeeres ein potentielltes Saatbeet für spontan ausgelöste Blüten darstellen. In ~~tasmanischen~~ Sedimenten betrug der Anteil von *G. catenatum*-Cysten am Gesamtcystenbestand meistens weniger als 1 % in Gebieten, in denen Blüten mit über 100.000 Zellen  $\text{dm}^{-3}$  auftraten (Dale et al. 1993 a). Die Cystenkonzentration liegt in dem Größenbereich, wie er in den rezenten Sedimenten von Nord- und Ostsee vorkommt.

In Laboruntersuchungen konnte Blackburn et al. (1989) zeigen, daß optimale Wachstumsbedingungen für die kettenbildende Form von *G. catenatum* in einem Temperaturbereich von 14,5 bis 20 °C und einem Salinitätsbereich von 23 bis 34 PSU liegen; kein Wachstum konnte bei Temperaturen < 12,5 °C und > 25 °C sowie Salinitäten < 20 PSU festgestellt werden. Kulturexperimente mit der nordeuropäischen Form von *G. catenatum* aus dänischen Gewässern zeigten ähnliche Ergebnisse (Ellegaard et al. 1993): Wachstum wurde in einem Temperaturbereich von 15 bis 29 °C und einer Salinität von 10 bis 37 PSU mit einer maximalen Teilungsrate von 0,4 Teilungen pro Tag bei 20 bis 25 °C und 20 PSU gefunden. Dieses weite Salinitätspektrum für *G. catenatum* wurde auch in der vorliegenden Studie bestätigt und entspricht den in deutschen Küstengewässern vorherrschenden Bedingungen.

Im Unterschied zu den in Kultur ermittelten physiologischen Daten bildet *G. catenatum*

oftmals in der Natur auch unter suboptimalen Temperaturbedingungen toxische Blüten aus, z.B. in Tasmanien bei 12-16 °C im Jahre 1986 und bei 14-18 °C im Jahre 1987 (Hallegraeff et al. 1989) und in Spanien bei 14-19 °C im Jahre 1988 (Fraga et al. 1990). Dieses ist ein Temperaturbereich, der während des Sommerhalbjahres auch in den deutschen Küstengewässern weitflächig vorherrscht.

Angaben über Zellkonzentrationen von *G. catenatum* im Seewasser, die zu PSP führen können, sind selten, aber es scheinen bereits 100 bis 1000 Zellen  $\text{dm}^{-3}$  auszureichen (Ikeda et al. 1989). *G. catenatum* muß also keine Blütenstärke erreichen, um PSP-Fälle zu erzeugen. Dieses läßt sich auch aus den Laborexperimenten von Ogata et al. (1989) ableiten, in denen *G. catenatum*-Zellen den höchsten Toxingehalt bei der niedrigsten getesteten Wassertemperatur (hier 15 °C) bzw. Lichtintensität (hier 1000 Lux) verbunden jeweils mit der geringsten Wachstumsrate besaßen.

Bisher gibt es keine ausführlichen Untersuchungen zur Toxizität von gekeimten vegetativen Zellen der nordeuropäischen Form von *G. catenatum*, aber Ellegaard et al. (1993) haben erste Hinweise auf das Vorhandensein von PSP-Toxinen in dänischen Exemplaren gefunden.

Vergleicht man die Fundorte von *G. catenatum* miteinander, so läßt sich feststellen, daß diese Art wohl eine Vielzahl unterschiedlicher Ökosysteme besiedeln kann. In Tasmanien liegt das Hauptvorkommen von *G. catenatum* im Einflußbereich von schwebstoffreichen Ästuargebieten. Blüten werden vor allem in Jahren mit besonders hohem Niederschlag ausgebildet (Hallegraeff et al. 1989). In Spanien hingegen wird *G. catenatum* vor allem in Abtriebsgebieten an der Konvergenzzone nahe oder direkt am äußeren Rand der Rias in relativ nährstoffarmen Oberflächenwasser gefunden (Fraga et al. 1988, Prego 1992, Fraga et al. 1993). Wie viele Dinoflagellaten besitzt *G. catenatum* jedoch die Fähigkeit, vertikale Wanderungen in der Wassersäule durchzuführen. Es kann somit Nährstoffe von der tiefliegenden Nutrikline an die Oberfläche transportieren (Figueiras & Fraga 1990, Fraga et al. 1992). Die jeweilige Tiefe der Nutrikline kann ein Selektionsfaktor zugunsten schnell schwimmender, kettenbildender Arten wie *G. catenatum* (Gerichtete Schwimmgeschwindigkeit von *G. catenatum* beträgt bei 23 °C für eine Einzelzelle  $0,9 \text{ m h}^{-1}$  bzw. für eine Kette aus 8 Zellen  $1,5 \text{ m h}^{-1}$ , Fraga et al. 1989) gegenüber einzelligen Dinoflagellaten bzw. unbeweglichen Phytoplanktern sein (Fraga & Bakun 1993).

Anhand der Cystenverteilung in der Deutschen Bucht läßt sich vermuten, daß als Hauptlebensbereich für *G. catenatum* nicht direkt das Küstenwasser im Einflußbereich des Wattenmeeres in Frage kommt, sondern eher wie für viele andere Dinoflagellaten-Arten die offene Deutsche Bucht. Im Moment ist nicht abzuschätzen, in wie weit sich *G. catenatum* hier

vermehrten kann und ob bei auflandigem Wind genügend Zellen bis ins Wattenmeer zu den Muschelkulturfeldern gelangen und hier PSP verursachen können. Es muß jedoch bedacht werden, daß auch resuspendierte Cysten, wie es für andere Dinoflagellaten-Arten nachgewiesen ist (vgl. Kap. 9.2), zu PSP-Fällen beitragen können.

Es besteht die Möglichkeit, daß die erfolgreiche Etablierung dieser neuen Art ein Vorbote Klima bedingter Veränderungen im marinen Ökosystem der Nordsee und der westlichen Ostsee ist. Um eine umfassende Bewertung des Auftretens von *G. catenatum* vor allem im Zusammenhang mit der Frage des potentiellen Einflusses von subtilen Klimaveränderungen zu erlangen, werden weitergehende Untersuchungen über die räumliche und zeitliche Verbreitung ihrer Dauercysten in rezenten und subfossilen Sedimenten Nordeuropas nötig sein.



## 10. ZUSAMMENFASSUNG

Die vorliegende Untersuchung hatte zum Ziel, das Vorkommen und die Verbreitung von sexuell gebildeten Ruhestadien (Dauercysten) der Dinoflagellaten in rezenten Sedimenten der deutschen Küstengewässer von Nord- und Ostsee zu analysieren und deren potentielle Bedeutung als Rekrutierungspotential in diesen Seegebieten abzuschätzen.

Zu diesem Zweck wurden drei verschiedene Untersuchungsgebiete ausgewählt:

- 1) Deutsche Bucht und nordfriesisches Wattenmeer
- 2) Halbabgeschlossene Brackwasserbecken am Rande des Wattenmeeres
- 3) Kieler Bucht

Die Untersuchungen erfolgten im Rahmen mehrerer Meßkampagnen im Zeitraum von Mai 1991 bis Februar 1994.

1. Dinoflagellaten-Dauercysten sind in den deutschen Küstengewässern häufiger und weitverbreiteter, als nach bisherigen Vermutungen angenommen. Für den Bereich der Deutschen Bucht konnten 44 verschiedene Cystentypen isoliert werden, von denen 32 jeweils einer Art eindeutig zugeordnet werden konnten. Nur in den direkt mit Wattenmeerwasser in Kontakt stehenden Brackwasserbecken konnten Dauercysten nachgewiesen werden, jedoch mit einer stark verringerten Artendiversität gegenüber dem Wattenmeerbereich und der offenen Deutschen Bucht. In der Kieler Bucht wurden 29 verschiedene Cystentypen gefunden, von denen 25 jeweils einer Art eindeutig zugeordnet werden konnten. In den deutschen Küstengewässern haben somit zwischen 15 und 25 % der hier vorkommenden Dinoflagellaten Dauercystenbildung als Teil ihrer Lebensstrategie ausgebildet und nutzen sie aktiv für eine Habitaterhaltung. Dieser relativ hohe Anteil kann eine Adaption an die ausgeprägten chemischen und physikalischen Fluktuationen in der Wassersäule darstellen, die neben physiologischen Anpassungen der vegetativen Zelle komplexere Lebensstrategien fordert.
2. Die Häufigkeit von Dauercysten ist eng an den Sedimenttyp gebunden. In der Deutschen Bucht wurden im schlickigen Sand Höchstwerte von 1500 lebenden Dauercysten  $\text{cm}^{-3}$  gefunden. Auf sandigen Stationen hingegen lag die Abundanz stets sehr niedrig, meistens unter 10 Cysten  $\text{cm}^{-3}$ . Ein ähnliches Besiedlungsmuster wurde auch in den Brackwasserbecken vorgefunden, jedoch lag hier die Maximalkonzentration mit 160 Cysten  $\text{cm}^{-3}$  deutlich niedriger. Für den Bereich der Kieler Bucht lagen die Höchstwerte an Cysten im

reinen Schlick ( $1900 \text{ Cysten cm}^{-3}$ ). Cystenabundanzen an Sandstationen lagen zwischen 1,5 bis  $170 \text{ Cysten cm}^{-3}$ .

3. Die horizontale Verteilung der Dauercysten in der Deutschen Bucht zeigte eine generelle Abnahme in Diversität und Abundanz von küstenfernen zu küstennahen Gebieten. In der Kieler Bucht und in den Brackwasserbecken wurde eine Anreicherung von Dauercysten in den tieferen Bereichen festgestellt.
4. Der Vergleich von Cystenbesiedlung im Sediment und Planktonverhältnissen im Pelagial der Deutschen Bucht zeigt, daß das Cystenvorkommen i.d.R. an das Hauptverbreitungsgebiet der Motilzellen gekoppelt ist. Die in den Brackwasserbecken vorgefundenen Dauercysten sind vermutlich größtenteils allochthonen Ursprungs, d.h. mit Wattenmeereswasser eingeschwemmt worden. Sie beeinflussen hier jedoch nicht nachhaltig die Phytoplanktonentwicklung. In den Speicherbecken wie auch in der Kieler Bucht scheinen vor allem laterale Wassertransporte für die quantitative Cystenverteilung verantwortlich zu sein.
5. Das vertikale Verteilungsmuster der Dauercysten auf allen untersuchten Stationen zeigte weitgehend identische Charakteristika: Lebende Cysten finden sich vor allem im Tiefenbereich von 0,5 bis 2 cm, in allen anderen Horizonten überwiegen leere Cysten. Es wird vermutet, daß im obersten halben Sedimentzentimeter Milieubedingungen vorliegen, die eine erfolgreiche Keimung der Cysten fördern. Die durch Sedimentüberlagerungen oder Bioturbation in tiefere Schichten verlagerten lebenden Cysten können hingegen hier nicht mehr auskeimen und sterben nach einiger Zeit ab.
6. Die Cystenpopulationen in Sedimenten der Deutschen Bucht und in den Brackwasserbecken wurden von *Scrippsiella trochoidea*-Cysten dominiert, die mit einem Anteil von bis zu 80 % an der Gesamtcystenanzahl beteiligt waren. Für die Sedimente der Kieler Bucht wurde eine Dominanz von *Protoperidinium cf. divergens*-Cysten mit teilweise über 90 % festgestellt.
7. Neben den Dauercysten der für die Untersuchungsgebiete bereits bekannten Dinoflagellaten-Formen wurden mehrere "fremde" Arten gefunden. Die zahlreichen Lebend- und Leerfunde von *Pheopolykrikos hartmannii*, *Scrippsiella lachrymosa* und *S. trifida*-Cysten

## 11. LITERATURVERZEICHNIS

### Persönliche Mitteilungen:

Elbrächter, M., Biologische Anstalt Helgoland, List/Sylt  
 Ellegaard, M., Botanisches Institut der Universität, Kopenhagen  
 Haase, A., Forschungs- und Technologiezentrum Westküste, Büsum  
 Hagge, A., Institut für Hydrobiologie der Universität, Hamburg  
 Hesse, K.-J., Forschungs- und Technologiezentrum Westküste, Büsum  
 Hansen, R., Institut für Meereskunde, Kiel  
 Riedel-Lorjé, J.C., Institut für Frischwasser- und Abwasserbiologie, Hamburg  
 Tillmann, U., Forschungs- und Technologiezentrum Westküste, Büsum

- Achiha, H. & Iwasaki, H. (1990). The distribution of the benthic cysts of *Protogonyaulax* in sediment of Ise and Mikawa Bays, Central Japan. *Bull. Plankton Soc. Japan* 36: 140-142.
- Akselman, R. (1987). Quistes planctonicos de dinoficeas en areas de plataforma del Atlantico sudoccidental. I. Reporte taxonomico de la familia Peridiniaceae Ehrenberg. *Bolm Inst. oceanogr., S. Paulo* 35: 17-32.
- Akselman, R. & Keupp, H. (1990). Recent obliquipithonelloid calcareous cysts of *Scrippsiella patagonica* sp. nov. (Peridiniaceae, Dinophyceae) from plankton of the Golfo San Jorge (Patagonia, Argentina). *Mar. Micropaleontol.* 16: 169-179.
- An, K.H., Lassus, P., Maggi, P., Bardouil, M. & Truquet, P. (1992). Dinoflagellate cyst changes and winter environmental conditions in Vilaine Bay, southern Brittany (France). *Botanica Marina* 35: 61-67.
- Anderson, D.M. (1980). Effects of temperature conditioning on development and germination of *Gonyaulax tamarens* (Dinophyceae) hypnozygotes. *J. Phycol.* 16: 166-172.
- Anderson, D.M. (1984). Shellfish toxicity and dormant cysts in toxic dinoflagellate blooms. In: *Seafood Toxins*, Hrsg. E.P. Ragelis. Amer. Chem. Soc. Symposium Series No. 262, Wash. D.C.: 125-138.
- Anderson, D.M. & Wall, D. (1978). Potential importance of benthic cysts of *Gonyaulax tamarens* and *G. excavata* in initiating toxic dinoflagellate blooms. *J. Phycol.* 14: 224-234.
- Anderson, D.M. & Morel, F.M.M. (1979). The seeding of two red tide blooms by the germination of benthic *Gonyaulax tamarens* hypnocysts. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 8: 279-293.
- Anderson, D.M. & Keafer, B.A. (1985). Dinoflagellate cyst dynamics in coastal and estuarine waters. In: *Toxic Dinoflagellates*, Hrsg. D.M. Anderson, A.W. White & D.G. Boaden. Elsevier, Amsterdam Amsterdam Oxford: 219-224.
- Anderson, D.M. & Lindquist, N.L. (1985). Time-course measurements of phosphorus depletion and cyst formation in the dinoflagellate *Gonyaulax tamarens* Lebour. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 86: 1-13.
- Anderson, D.M. & Keafer, B.A. (1987). An endogenous annual clock in the toxic marine dinoflagellate *Gonyaulax tamarens*. *Nature (Lond.)* 325: 616-617.
- Anderson, D.M., Aubrey, D.G., Tyler, M.A. & Coats, D.W. (1982 a). Vertical and horizontal distributions of dinoflagellate cysts in sediments. *Limnol. Oceanogr.* 27: 757-765.
- Anderson, D.M., Kulis, D.M., Orphanos, J.A. & Ceurvels, A.R. (1982 b). Distribution of the toxic dinoflagellate *Gonyaulax tamarens* in southern New England region. *Estuar.*

- Coast. Shelf Sci. 14: 447-458.
- Anderson, D.M., Chisholm, S.W. & Watras, C.J. (1983). Importance of life cycle events in the population dynamics of *Gonyaulax tamarensis*. Mar. Biol. 76: 179-189.
- Anderson, D.M., Kulis, D.M. & Binder, B.J. (1984). Sexuality and cyst formation in the dinoflagellate *Gonyaulax tamarensis*: cyst yield batch cultures. J. Phycol. 20: 418-425.
- Anderson, D.M., Coats, D.W. & Tyler, M.A. (1985 a). Encystment of the dinoflagellate *Gyrodinium uncatenum*: temperature and nutrient effects. J. Phycol. 21: 200-206.
- Anderson, D.M., Lively, J.J., Reardon, E.M. & Price, C.A. (1985 b). Sinking characteristics of dinoflagellate cysts. Limnol. Oceanogr. 30: 1000-1009.
- Anderson, D.M., Taylor, C.D. & Armbrust, E.V. (1987). The effects of darkness and anaerobiosis on dinoflagellate cyst germination. Limnol. Oceanogr. 32: 340-351.
- Anderson, D.M., Jacobson, D.M., Bravo, I. & Wrenn, J.H. (1988). The unique, microreticulate cyst of the naked dinoflagellate *Gymnodinium catenatum*. J. Phycol. 24: 255-262.
- Anonymous (1993). Report on the conditions of the coastal and offshore waters of the Baltic Proper. Information Office for the Baltic Proper, Stockholm, Information 11/93: 2pp.
- Aronson, B.D., Johnson, K.A., Loros, J.L. & Dunlap, J.C. (1994). Negative feedback defining a circadian clock: autoregulation of the clock gene frequency. Science 263: 1578-1584.
- Ayres, P.A. & Cullum, M. (1978). Paralytic shellfish poisoning: An account of investigations into mussel toxicity in England 1968-77. Tech. Rep. Fish. Lab., Lowestoft, 40: 1-23.
- Babenerd, B. & Gerlach, S.A. (1987). Bathymetry and sediments of Kieler Bucht. In, Seawater-sediment interactions in coastal waters, lecture notes on coastal and estuarine studies No. 13, Hrsg. J. Rumohr, W. Walger & B. Zeitzschel. Springer Verlag, Berlin: 15-31.
- Backhaus, J.O. (1985). A three-dimensional model for the simulation of shelf sea dynamics. Dt. hydrogr. Z. 38: 165-187.
- Baddy, M. (1992). PSP in Morocco. Harmful Algae News, UNESCO IOC Newsl. 2: 5.
- Balch, W.M., Reid, P.C. & Surrey-Gent, S.C. (1983). Spatial and temporal variability of dinoflagellate cyst abundance in a tidal estuary. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 40, Suppl. 1: 244-261.
- Baldwin, R.P. (1987). Dinoflagellate resting cysts isolated from sediments in Marlborough Sounds, New Zealand. New Zealand J. mar. Freshw. Res. 21: 543-553.
- Balech, E. (1964). El plancton de Mar del plata durante el periodo 1961-1962. Bol. Inst. Biol. Mar., Univ. nac. Buenos Aires, Mar del Plata 4: 1-49.
- Balech, E. (1985). The genus *Alexandrium* or *Gonyaulax* of the Tamarensis group. In, Toxic Dinoflagellates, Hrsg. D.M. Anderson, A.W. White & D.G. Boaden. Elsevier, Amsterdam Amsterdam Oxford: 33-38.
- Balzer, W., Pollehne, F. & Erlenkeuser, H. (1986). Cycling of organic carbon in a coastal marine system. In, P.G. Sly (Hrsg.) Sediments and water interaction. Springer Verlag, Amsterdam: 325-330.
- Barbera-Sanchez, A. la, Hall, S. & Ferraz-Reyes, E. (1993). *Alexandrium* sp., *Gymnodinium catenatum* and PSP in Venezuela. In, Toxic Phytoplankton Blooms in the Sea, Hrsg. T.J. Smayda & Y. Shimizu. Developments in Marine Biology 3. Elsevier, Amsterdam: 281-285.
- Beam, C.A. & Himes, M. (1974). Evidence for sexual fusion and recombination in the dinoflagellate *Cryptothecodinium* (*Gyrodinium*) *cohnii*. Nature (Lond.) 250: 435-436.
- Becker, G. & Dooley, H.D. (im Druck). The 1989/91 high salinity anomaly in the North Sea

- and adjacent areas. Ocean Challenge.
- Below, R. (1987). Evolution und Systematik von Dinoflagellaten-Zysten aus der Ordnung Peridinales. I. Allgemeine Grundlagen und Subfamilie Rhaetogonyaulacoideae (Familie Peridiniaceae). *Palaeontographica* Abt. B 205: 1-164.
- Bennekou, A.J. v., Gieskes, W.W.C. & Tjissen, S.B. (1975). Eutrophication of Dutch coastal waters. *Proc. R. Soc. Ser.B* 189: 359-374.
- Berger, W.H., Fischer, K., Lai, C. & Wu, G. (1987). Ocean productivity and organic carbon flux. Part I. Overview and maps of primary production and export production. Scripps Institution of Oceanography, San Diego, 87-30: 36pp.
- Bibby, B.T. & Dodge, J.D. (1972). The encystment of a freshwater dinoflagellate: A light and electron-microscopical study. *Br. phycol. J.* 7: 85-100.
- Biecheler, B. (1952). Recherches sur les Péridiniens. Suppl. Bull. Biol. France Belgique 36: 1-149.
- Binder, B.J. & Anderson, D.M. (1986). Green light-mediated photomorphogenesis in a dinoflagellate resting cyst. *Nature (Lond.)* 322: 659-661.
- Binder, B.J. & Anderson, D.M. (1987). Physiological and environmental control of germination in *Scrippsiella trochoidea* (Dinophyceae) resting cysts. *J. Phycol.* 23: 99-107.
- Bint, A.N. (1988). Recent dinoflagellate cysts from Mermaid Sound, northwestern Australia. *Mem. Ass. Australas. Palaeontols* 5: 329-341.
- Blackburn, S.I. & Tyler, P.A. (1981). Sexual reproduction in desmids with special reference to *Micrasterias thomasi* var. *notata* (Nordst.) Gröblad. *Br. phycol. J.* 16: 217-229.
- Blackburn, S.I., Hallegraeff, G.M. & Bolch, C.J. (1989). Vegetative reproduction and sexual life cycle of the toxic dinoflagellate *Gymnodinium catenatum* from Tasmania, Australia. *J. Phycol.* 25: 577-590.
- Blanco, J. (1988). Distribucion vertical y asociacion al sedimento de los quistes de dinoflagelados en la ria Ares y Betanzos. *Inv. Pesq.* 52: 335-344.
- Blanco, J. (1989 a). Quistes de dinoflagelados de las costas de Galicia. I. Dinoflagelados gonyaulacoides. *Scient. Mar.* 53: 785-796.
- Blanco, J. (1989 b). Quistes de dinoflagelados de las costas de Galicia. II. Dinoflagelados peridinioides. *Scient. Mar.* 53: 797-812.
- Blanco, J. (1989 c). Quistes de dinoflagelados de las costas de Galicia. III. Dinoflagelados gymnodinioides. *Scient. Mar.* 53: 813-819.
- Blanco, J. (1989 d). Distribución de quistes de dinoflagelados en la ría de Ares y Betanzos. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* 5: 11-18.
- Blanco, J. (1990). Cyst germination of two dinoflagellate species from Galicia (NW Spain). *Scient. Mar.* 54: 287-291.
- Blanco, J., Marino, J. & Campos, M.J. (1985). The first toxic bloom of *Gonyaulax tamarens* detected in Spain (1984). In: *Toxic Dinoflagellates*, Hrsg. D.M. Anderson, A.W. White & D.G. Boaden. Elsevier, Amsterdam: 79-84.
- Boalch, G.T. & Harbour, D.S. (1977). Unusual diatom off the coast of south-west England and its effect on fishing. *Nature (Lond.)* 269: 687-688.
- Bolch, C.J. & Hallegraeff, G.M. (1990). Dinoflagellate cysts in recent marine sediments from Tasmania, Australia. *Bot. Mar.* 33: 173-192.
- Bolch, C.J., Blackburn, S.I., Cannon, J.A. & Hallegraeff, G.M. (1991). The resting cyst of the red-tide dinoflagellate *Alexandrium minutum* (Dinophyceae). *Phycologia* 30: 215-219.
- Bourelly, P. (1970). Les algues d' eau douce III. Les algues bleues et rouges, les Euglénien,

- Péridiniens et Cryptomonadines. N. Boubée, Paris: 512pp.
- Bourne, N. (1965). Paralytic shellfish poison in sea scallops (*Placopecten magellanicus*, Gmelin). J. Fish. Res. Bd. Canada 22: 1137-1149.
- Braarud, T. (1945). Morphological observations on marine dinoflagellate cultures (*Porella perforata*, *Goniaulax tamarensis*, *Protoceratium reticulatum*). Avh. norske Viensk. Akad. Oslo I. Mat.-Naturv. Klasse 1944 (11): 18pp.
- Braarud, T. (1957). Observations on *Peridinium trochoideum* (Stein) Lemm. in culture. Cell division and size variation; encystment. Nytt Mag. Botanikk. 6: 39-42.
- Braarud, T. & Pappas, I. (1951). Experimental studies on the dinoflagellate *Peridinium triquetrum* (Ehrb.) Lebour. Avh. Norske Oslo. I. Mat.-Naturv. Klasse 1951, No. 2: 23pp.
- Bradford, M.R. (1975). New dinoflagellate cyst genera from the recent sediments of the Persian Gulf. Can. J. Bot. 53: 3064-3074.
- Bradford, M.R. (1977). New species attributable to the dinoflagellate cyst genus *Lejeunia* Gerlach, 1961 emend. Lentin and Williams 1975. Grana 16: 45-59.
- Bradford, R.M. & Wall, D.A. (1984). The distribution of recent organic-walled dinoflagellate cysts in the Persian Gulf, Gulf of Oman, and northwestern Arabian Sea. Palaeontographica Abt. B 192: 16-84, 6 Taf..
- Bravo, I. (1986). Germaninacion de quistes, cultivo y enquistamiento de *Gymnodinium catenatum* Graham. Inv. Pesq. 50: 313-321.
- Bravo, I., Reguera, B., Martinez, A. & Fraga, S. (1990). First report of *Gymnodinium catenatum* Graham on the Spanish Mediterranean coast. In, Toxic Marine Phytoplankton, Hrsg. E. Granéli, B. Sundström, L. Edler & D.M. Anderson. Elsevier, Amsterdam: 449-452.
- Briffa, K.R., Bartholin, T.S., Eckstein, D., Jones, P.D., Karlen, W., Schweingruber, F.H. & Zetterberg, P. (1990). A 1400-year tree-ring record of summer temperatures in Fennoscandia. Nature (Lond.) 346: 434-439.
- Brunckhort, H. & Claussen, U. (1985). Zur Ökologie des neu entstandenen Salzwasserbiotopes "Kronenloch" im Speicherkoog Dithmarschen. Seevögel 6: 102-111.
- Bujak, J.P. & Davies, E.H. (1983). Modern and fossil Peridiniineae. American Association of Stratigraphic Palynologists, Contribution Series No. 13: 203pp.
- Bünning, E. (1977). Die physiologische Uhr. 3. Aufl., Springer-Verlag, Berlin: 176pp.
- Burkholder, J.M., Noga, E.J., Hobbs, C.H., Glasgow Jr., H.B. & Smith, S.A. (1992). New 'phantom' dinoflagellate is the causative agent of major estuarine fish kills. Nature (Lond.) 358: 407-410.
- Bursa, A. (1959). The genus *Prorocentrum* Ehrenberg. Morphodynamics, protoplasmatic structures, and taxonomy. Can. J. Bot. 37: 1-31.
- Campos, M.J., Fraga, S., Marino, J. & Sanchez, F.J. (1982). Red tide monitoring programme in NW Spain, Report of 1977-1981. ICES C.M. 1982/L27: 1-8.
- Cao Vien, M. (1967). Sur l' existence de phénomènes sexuels chez un Péridinien libre, l' *Amphidinium carteri*. Comptes Rendus Acad. Sc. Paris 264: 1006-1008.
- Carlton, J.T. (1985). Transoceanic and interoceanic dispersal of coastal marine organisms: the biology of ballast water. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 23: 313-371.
- Carrada, G.C., Casotti, R. & Saggiomo, V. (1988). Occurrence of a bloom of *Gymnodinium catenatum* Graham in a Tyrrhenian coastal lagoon. Rapp. Comm. int. Mer Medit. 31: 61.
- Carrada, G.C., Casotti, R., Modigh, M. & Saggiomo, V. (1991). Presence of *Gymnodinium*

- catenatum* (Dinophyceae) in a coastal Mediterranean lagoon. J. Plankton Res. 13: 229-238.
- Cembella, A.D., Turgeon, J., Therriault, J.-C. & Béland, P. (1988). Spatial distribution of *Protogonyaulax tamarens* resting cysts in nearshore sediments along the north coast of the Lower St. Lawrence estuary. J. Shellfish Res. 7: 597-609.
- Cembella, A.D., Destombe, C. & Turgeon, J. (1990). Toxin composition of alternative life history stages of *Alexandrium*, as determined by high-performance liquid chromatography. In, Toxic Marine Phytoplankton, Hrsg. E. Granéli, B. Sundström, L. Edler & D.M. Anderson. Elsevier, Amsterdam: 333-338.
- Chapman, D.V., Dodge, J.D. & Heaney, S.I. (1982). Cyst formation in the freshwater dinoflagellate *Ceratium hirundinella* (Dinophyceae). J. Phycol. 18: 121-129.
- Chowdhury, K.R. (1982). Distribution of recent and fossil Palynomorphs in the south-eastern North Sea (German Bay). Senckenbergiana marit. 14: 79-145.
- Coats, D.W., Tyler, M.A. & Anderson, D.M. (1984). Sexual processes in the life cycle of *Gyrodinium uncatenum* (Dinophyceae): a morphogenetic overview. J. Phycol. 20: 351-361.
- Costas, E., Navarro, M. & Lopez-Rodas, V. (1990). An environment-synchronized internal clock controlling the annual cycle of dinoflagellates. In, Toxic Marine Phytoplankton, Hrsg. E. Granéli, B. Sundström, L. Edler & D.M. Anderson. Elsevier, Amsterdam: 280-283.
- Cridland, A.A. (1958). A note on two freshwater dinoflagellates. New Phytol. 57: 285-287.
- Czitrom, S.P.R., Budéus, G. & Krause, G. (1988). A tidal mixing front in an area influenced by land runoff. Cont. Shelf Res. 8: 225-237.
- Dahl, E. & Yndestad, M. (1985). Diarrhetic shellfish poisoning (DSP) in Norway in the autumn 1984 related to the occurrence of *Dinophysis* spp. In, Toxic Dinoflagellates, Hrsg. D.M. Anderson, A.W. White & D.G. Boaden. Elsevier, Amsterdam: 495-500.
- Dale, A.L. & Dale, B. (1992). Dinoflagellate contributions to the sediment flux of the Nordic Seas. In, Dinoflagellate Contributions to the Deep Sea, Hrsg. B. Dale & A.L. Dale, Ocean Biocoenosis Series 5: 45-75.
- Dale, B. (1976). Cyst formation, sedimentation, and preservation: factors affecting dinoflagellate assemblages in recent sediments from Trondheimsfjord, Norway. Rev. Palaeobot. Palynol. 22: 39-60.
- Dale, B. (1977). Cysts of the toxic red-tide dinoflagellate *Gonyaulax excavata* (Braarud) Balech from Oslofjorden, Norway. Sarsia 63: 29-34.
- Dale, B. (1977). New observations on *Peridinium faeroense* Paulsen (1905), and classification of small orthoperidinoïd dinoflagellates. Br. phycol. J. 12: 241-253.
- Dale, B. (1978). Acritarchous cysts of *Peridinium faeroense* Paulsen: implications for dinoflagellate systematics. Palynology 2: 187-193.
- Dale, B. (1979). Collection, preparation, and identification of dinoflagellate resting cysts. In, Toxic Dinoflagellate Blooms, Hrsg. D.L. Taylor & H.H. Seliger. Elsevier, Amsterdam: 443-452.
- Dale, B. (1983). Dinoflagellate resting cysts: "benthic plankton". In, Survival Strategies of the Algae, Hrsg. G.A. Fryxell. Cambridge Univ. Press: 69-136.
- Dale, B. (1992). Dinoflagellate contributions to the open ocean sediment flux. In, Dinoflagellate Contributions to the Deep Sea, Hrsg. B. Dale & A.L. Dale. Ocean Biocoenosis Series 5: 1-31.
- Dale, B. & Nordberg, K. (1993). Possible environmental factors regulating prehistoric and

- historic "blooms" of the toxic dinoflagellate *Gymnodinium catenatum* in the Kattegat-Skagerrak region of Scandinavia. In, Toxic Phytoplankton Blooms in the Sea, Hrsg. T.J. Smayda & Y. Shimizu. Developments in Marine Biology 3. Elsevier, Amsterdam: 53-57.
- Dale, B., Yentsch, C.M., Hurst, J.W. (1978). Toxicity in resting cysts of the red-tide dinoflagellate *Gonyaulax excavata* from deeper water coastal sediments. Science 201: 1223-1225.
- Dale, B., Madsen, A., Nordberg, K. & Thorsen, T.A. (1993 a). Evidence for prehistoric and historic "blooms" of the toxic dinoflagellate *Gymnodinium catenatum* in the Kattegat-Skagerrak region of Scandinavia. In, Toxic Phytoplankton Blooms in the Sea, Hrsg. T.J. Smayda & Y. Shimizu. Developments in Marine Biology 3. Elsevier, Amsterdam: 47-52.
- Dale, B., Montresor, M., Zingone, A. & Zonneveld, K. (1993 b). The cyst-motile stage relationships of the dinoflagellates *Diplopelta symmetrica* and *Diplopsalopsis latipeltata*. Eur. J. Phycol. 28: 129-137.
- Davey, R.J. & Rogers, J. (1975). Palynomorph distribution in recent offshore sediments along two traverses off South West Africa. Mar. Geol. 18: 213-225.
- Davis, C.O., Hollibaugh, J.T., Seibert, D.L.R., Thomas, W.H. & Harrison, P.J. (1980). Formation of resting spores by *Leptocylindrus danicus* (Bacillariophyceae) in a controlled experimental ecosystem. J. Phycol. 16: 296-302.
- Deutsche Forschungsgemeinschaft (1978). Hydrologischer Atlas der Bundesrepublik Deutschland, Hrsg. R. Keller. Boldt Verlag, Boppard.
- Dietrich, G. (1950). Die natürlichen Regionen von Nord- und Ostsee auf hydrographischer Grundlage. Kieler Meeresforschung 7: 35-69.
- Dietrich, W. & Hesse, K.-J. (1990). Local fish kill in a pond of the German West Coast associated with a mass development of *Prymnesium* sp. Meeresforsch. 33: 104-106.
- Diwald, K. (1938). Die ungeschlechtliche und geschlechtliche Fortpflanzung von *Gleodinium lubiniensis* spec. nov. Flora, Jena 131: 174-192.
- Dobell, P.E.R. & Taylor, F.J.R. (1981). Viable *Spiniferites* cysts with 2P archeopyles from recent marine sediments, British Columbia, Canada. Palynology 5: 99-106.
- Dodge, J.D. (1985 a). Atlas of dinoflagellates. A scanning electron microscope survey. Farrand Press London: 119pp.
- Dodge, J.D. (1985 b). Marine Dinoflagellates of the British Isles, 2. Auflage. Crown, Southampton: 303pp.
- Dodge, J.D. (1989). Some revisions of the family Gonyaulacaceae (Dinophyceae) based on a scanning electron microscope study. Botanica Marina 32: 275-298.
- Dodge, J.D. & Harland, R. (1991). The distribution of planktonic dinoflagellates and their cysts in the eastern and northeastern Atlantic Ocean. New Phytol. 118: 593-603.
- Doerffer, R. & Amann, V. (1984). The development of the horizontal distribution of a North Sea phytoplankton bloom. ICES S.M. 1984/A:4: 16pp.
- Donner, G. (1991). Algen-Bakterien Beziehungen in küstennahen Brackwasser-Biotopen. Dipl. Thesis, Univ. Kiel: 125pp.
- Doucette, G.J., Cembella, A.D. & Boyer, G.L. (1989). Cyst formation in the red tide dinoflagellate *Alexandrium tamarense* (Dinophyceae): effects of iron stress. J. Phycol. 25: 721-731.
- Drebes, G. (1966). On the life history of the marine plankton diatom *Stephanopyxis palmeriana*. Helgoländer wiss. Meeresunters. 13: 101-114.



- Drebes, G. (1977). Sexuality. In, The Biology of Diatoms, Hrsg. D. Werner. Blackwell Scientific Publications, Botanical Monographs Vol. 13, Oxford: 250-283.
- Drebes, G. & Elbrächter, M. (1976). A checklist of planktonic diatoms and dinoflagellates from Helgoland an List (Sytt), German Bight. *Botanica Marina*: 75-83.
- Duncan, K. & Holland, C. (1988). A *Gonyaulax spinifera* red tide - Cork Harbour, August, 1988. *Red Tide Newsletter* 1(4): 5-6.
- Edler, L. (1979). Recommendations on methods for marine biological studies in the Baltic Sea. *Phytoplankton and chlorophyll. The Baltic Marine Biologists*, Publ. No. 5: 38pp.
- Edler, L. & Hageltorn, M. (1990). Identification of the causative organism of a DSP-outbreak on the Swedish west coast. In, *Toxic Marine Phytoplankton*, Hrsg. E. Granéli, B. Sundström, L. Edler & D.M. Anderson. Elsevier, Amsterdam: 345-349.
- Edler, L., Hällfors, G. & Niemi, Å. (1984). A preliminary check-list of the phytoplankton of the Baltic Sea. *Acta Bot. Fennica* 128: 1-26.
- Edwards, L.E. & Andrieu, V.A.S. (1992). Distribution of selected dinoflagellate cysts in modern marine sediments. In, *Neogene and Quaternary Dinoflagellate Cysts and Acritarchs*, Hrsg. J.M. Head & J.H. Wrenn. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, Dallas: 259-288.
- Ehrenberg, C.G. (1838). Über das Massenverhältnis der jetzt lebenden Kieselinfusorien und über ein neues Infusorien-Konglomerat als Polierschiefer in Jastraba in Ungarn. *Abh. Königl. Akad. Wiss. Berlin* 1836: 109-136.
- Ellegaard, M., Christensen, N.F. & Moestrup, Ø. (1993). Temperature and salinity effects on growth of a non-chain-forming strain of *Gymnodinium catenatum* (Dinophyceae) established from a cyst from recent sediments in the sound (Øresund), Denmark. *J. Phycol.* 29: 418-426.
- Ellegaard, M., Christensen, N.F. & Moestrup, Ø. (im Druck). Dinoflagellate cysts from Recent Danish marine sediments. *Eur. J. Phycol.* 29.
- Enright, J.T. (1975). Orientation in time: endogenous clocks. In, *Marine Ecology*, Vol. 2, *Physiological Mechanisms Teil 2*, Hrsg. O. Kinne. John Wiley & Sons, London: 917-944.
- Erad-Le Denn, E., Desbruyeres, E. & Olu, K. (1993). *Alexandrium minutum*: Resting cyst distribution in the sediments collected along the Brittany coast, France. In, *Toxic Phytoplankton Blooms*, Hrsg. T.J. Smayda & Y. Shimizu. *Developments in Marine Biology* 3. Elsevier, Amsterdam: 109-114.
- Erdtman, G. (1954). On pollen grains and dinoflagellate cysts in the Firth of Gullmarn, SW Sweden. *Bot. Notiser* 2: 103-111.
- Eren, J. (1969). Studies on development cycle of *Peridinium cinctum* f. *westii*. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 17: 1013-1016.
- Estrada, M., Sánchez, F.J. & Fraga, S. (1984). *Gymnodinium catenatum* (Graham) en las rias gallegas (NO de España). *Inv. Pesq.* 48: 31-40.
- Eversberg, U. (1990). Abbau und Akkumulation von organischer Substanz in den Sedimenten der Kieler Bucht. *Berichte aus dem Institut für Meereskunde* No. 193: 98pp.
- Evitt, W.R. (1967). Dinoflagellate studies. II. The archeopyle. *Stanford Univ. Publ. Geol. Sci.* 10 (3): 83pp.
- Evitt, W.R. (1985). Sporopollenin Dinoflagellate Cysts: Their morphology and interpretation. *American Association of Stratigraphic Palynologists*: 333pp.
- Evitt, W.R. & Davidson, S.E. (1964). Dinoflagellate studies. I. Dinoflagellate cysts and thecae. *Stanford Univ. Publ. Geol. Sci.* 10 (1): 12pp.

- Evitt, W.R. & Wall, D. (1968). Dinoflagellate studies. IV. Theca and cyst of recent freshwater *Peridinium limbatum* (Stokes) Lemmermann. Stanford Univ. Publ. Geol. Sci. 12(2): 23pp.
- Faust, M.A. (1992). Observations on the morphology and sexual reproduction of *Coolia monotis* (Dinophyceae). J. Phycol. 28: 94-104.
- Faust, M.A. (1993). Sexuality in a toxic dinoflagellate, *Prorocentrum lima*. In, Toxic Phytoplankton Blooms in the Sea, Hrsg. T.J. Smayda & Y. Shimizu. Developments in Marine Biology 3, Elsevier, Amsterdam: 121-126.
- Figueiras, F.G. & Fraga, F. (1990). Vertical nutrient transport during proliferation of *Gymnodinium catenatum* Graham in Ria de Vigo, northwest Spain. In, Toxic Marine Phytoplankton, Hrsg. E. Granéli, B. Sundström, L. Edler & D.M. Anderson. Elsevier, Amsterdam: 144-148.
- Figueiras, F.G. & Pazos, Y. (1991). Hydrography and phytoplankton of the Ría de Vigo before and during a red tide of *Gymnodinium catenatum* Graham. J. Plankton Res. 13: 589-608.
- Fornshell, J.A., Frydenlund, D.D. & Christensen, P.D. (1984). Winter distribution of four species of the genus *Ceratium* from Cape Canaveral, Florida to Cape Henlopen, Delaware. J. Plankton Res. 6: 15-27.
- Fraga, S. & Sanchez, F.J. (1985). Toxic and potentially toxic dinoflagellates found in Galician Rias (NW Spain). In, Toxic Dinoflagellates, Hrsg. D.M. Anderson, A.W. White & Baden. Elsevier, Amsterdam: 51-54.
- Fraga, S. & Bakun, A. (1993). Global climate change and harmful algal blooms: The example of *Gymnodinium catenatum* on the galician coast. In, Toxic Phytoplankton Blooms in the Sea, Hrsg. T.J. Smayda & Y. Shimizu. Developments in Marine Biology 3. Elsevier, Amsterdam: 59-65.
- Fraga, S., Anderson, D.M., Bravo, I., Reguera, B., Steidinger, K.A. & Yentsch, C.M. (1988). Influence of upwelling relaxation on dinoflagellates and shellfish toxicity in Ria de Vigo, Spain. Estuar. coast. Shelf Sci. 27: 349-361.
- Fraga, S., Gallager, S.M. & Anderson, D.M. (1989). Chain-forming dinoflagellates: An adaptation to Red Tides. In, Red Tides: Biology, Environmental Science, and Toxicology, Hrsg. T. Okaichi, D.M. Anderson & T. Nemoto. Elsevier, Amsterdam: 281-284.
- Fraga, S., Reguera, B. & Bravo, I. (1990). *Gymnodinium catenatum* bloom formation in the Spanish Rias. In, Toxic Marine Phytoplankton, Hrsg. E. Granéli, B. Sundström, L. Edler & D.M. Anderson. Elsevier, Amsterdam: 149-154.
- Fraga, F., Pérez, F.F., Figueiras, F.G. & Ríos, A.F. (1992). Stoichiometric variations of N, P, C, O<sub>2</sub> during a *Gymnodinium catenatum* red tide and their interpretation. Mar. Ecol. Prog. Ser. 87: 123-134.
- Fraga, S., Bravo, I. & Reguera, B. (1993). Poleward surface current at the shelf break and blooms of *Gymnodinium catenatum* in Ria de Vigo (NW Spain). In, Toxic Phytoplankton Blooms in the Sea, Hrsg. T.J. Smayda & Y. Shimizu. Developments in Marine Biology 3. Elsevier, Amsterdam: 245-249.
- Fraga, S., Bravo, I., Delgada, M., Franco, J.M. & Zapata, M. (im Druck). Differences between two chain forming, athecate, red tide dinoflagellates: *Gymnodinium catenatum* Graham and *Gyrodinium* sp. In, Proc. 6th Int. Conf. Toxic Marine Phytoplankton, Nantes 1993.
- Franca, S. & Almeida, J.F. (1989). Paralytic shellfish poisons in bivalve molluscs of the Portuguese coast caused by a bloom of the dinoflagellate *Gymnodinium catenatum*. In,

- Red Tides: Biology, Environmental Science, and Toxicology, Hrsg. T. Okaichi, D.M. Anderson & T. Nemoto. Elsevier, Amsterdam: 93-96.
- Franca, S., Alvito, P., Sousa, I. & Mascarenhas, V. (1993). The dinoflagellate *Gymnodinium catenatum* isolated from the coast of Portugal: observations on development, toxicity and ultrastructure. In, Toxic Phytoplankton Blooms in the Sea, Hrsg. T.J. Smayda & Y. Shimizu. Developments in Marine Biology 3. Elsevier, Amsterdam: 869-874.
- Frey, H. & Becker, G.A. (1986). Untersuchung der langzeitigen Variation der hydrographischen Schichtung in der Deutschen Bucht. Abschlußbericht UBA-FB 86-056 im UBA-Projekt Wasser 102 04 215 Teilvorhaben 15: 1-173.
- Fritz, L. & Triemer, R.E. (1985). A rapid simple technique utilizing calcofluor white M2R for the visualization of dinoflagellate thecal plates. J. Phycol. 21: 662-664.
- Fritz, L., Anderson, D.M. & Triemer, R.E. (1989). Ultrastructural aspects of sexual reproduction in the red tide dinoflagellate *Gonyaulax tamarensis*. J. Phycol. 25: 95-107.
- Fryxell, G.A. (1983). Survival strategies of the algae. Cambridge University Press: 143pp.
- Fukuyo, Y. (1982). Cysts of naked dinoflagellates. In, Fundamental studies of the effects on the marine environment of the outbreaks of red tides, Hrsg. T. Okaichi. Reports of Environmental Sciences, Monbusho, Tokyo, B 148-R14-8: 205-214.
- Fukuyo, Y. & Inoue, H. (1990). *Alexandrium affine* (Inoue & Fukuyo) Balech. In, Red Tide Organisms in Japan - An Illustrated Taxonomic Guide, Hrsg. Y. Fukuyo, H. Takano, M. Chihara & K. Matsuoka. Uchida Rokakuho, Tokyo: 84-85.
- Fukuyo, Y. & Pholpunthin, P. (1990). *Alexandrium chorticula* (Balech) Balech. *Alexandrium leei* (Balech) Balech. In, Red Tide Organisms in Japan - An Illustrated Taxonomic Guide, Hrsg. Y. Fukuyo, H. Takano, M. Chihara & K. Matsuoka. Uchida Rokakuho, Tokyo: 88-89, 92-93.
- Fukuyo, Y., Kittaka, J. & Hirano, R. (1977). Studies on the cysts of marine dinoflagellates. I. *Protoperidinium minutum* (Kofoid) Loeblich. Bull. Plankt. Soc. Jap. 24: 11-18.
- Fukuyo, Y., Watanabe, M.M. & Watanabe, M. (1982). Encystment and excystment of red-tide flagellates. II. Seasonality of encystment of *Protogonyaulax tamarensis* and *P. catenella*. Res. Rep. Natl. Inst. Environ. Stud. 30: 43-52.
- Fukuyo, Y., Yoshida, K. & Inoue, H. (1985). *Protogonyaulax* in Japanese coastal waters. In, Toxic Dinoflagellates, Hrsg. D.M. Anderson, A.W. White & D.G. Boaden. Elsevier, Amsterdam: 27-32.
- Fukuyo, Y., Kodama, M., Ogata, T., Ishimaru, T., Matsuoka, K., Okaichi, T., Maala, A.M. & Ordonez, J.A. (1993). Occurrence of *Gymnodinium catenatum* in Manila Bay, the Philippines. In, Toxic Phytoplankton Blooms in the Sea, Hrsg. T.J. Smayda & Y. Shimizu. Developments in Marine Biology 3. Elsevier, Amsterdam: 875-880.
- Gao Xiaoping, Dodge, J.D. & Lewis, J. (1989). An ultrastructural study of planozygotes and encystment of a marine dinoflagellate, *Scrippsiella* sp. Br. phycol. J. 24: 153-165.
- Garcon, V.C., Stolzenbach, K.D. & Anderson, D.M. (1986). Tidal flushing of an estuarine embayment subject to recurrent dinoflagellate blooms. Estuaries 9: 179-187.
- Gerdes, D. & Hesse, K.-J. (1993). Chemical and biological characteristics of different water masses in the German Bight. In, Interdisciplinary Discussion of Coastal Research and Coastal Management Issues and Problems, Hrsg. H. Sterr, J. Hofstade & H.-P. Plag. Lang, Frankfurt/M.: 305-321.
- Gerlach, S.A., Hahn, A.E. & Schrage, M. (1985). Size spectra of benthic biomass and metabolism. Mar. Ecol. Prog. Ser. 26: 161-173.
- Gillbricht, M. (1983). Eine "red tide" in der südlichen Nordsee und ihre Beziehungen zur

- Umwelt. Helgoländer Meeresunters. 36: 393-426.
- Goedecke, E. (1968). Über die hydrographische Struktur der Deutschen Bucht im Hinblick auf die Verschmutzung in der Konvergenzzone. Helgoländer wiss. Meeresunters. 17: 108-125.
- Goering, J.J., Nelson, D.M. & Carter, J.A. (1973). Silicic acid uptake by natural populations of marine phytoplankton. Deep-Sea Res. 20: 777-789.
- Goodman, D.K. (1987). Dinoflagellate cysts in ancient and modern sediments. In: The Biology of Dinoflagellates, Hrsg. F.J.R. Taylor. Botanical Monographs Vol. 21. Blackwell, Oxford: 649-722.
- Graf, G., Schulz, R., Peinert, R. & Meyer-Reil, L.-A. (1983). Benthic response to sedimentation events during autumn to spring at a shallow-water station in the Western Kiel Bight. I. Analysis of processes on a community level. Mar. Biol. 77: 235-246.
- Grafenstein, U. v. (1982). Zur Erosionswirkung von Seegang: Beobachtungen an Wellenrippeln in der Kieler Bucht (Westl. Ostsee). SFB 95 Bericht No. 63, Univ. Kiel: 43pp.
- Graham, H.W. (1943). *Gymnodinium catenatum*, a new dinoflagellate from the Gulf of California. Trans. Am. Microsc. Soc. 62: 259-261.
- Grasshoff, K., Ehrhardt, M. & Kremling, K. (1983). Methods of seawater analysis. Verlag Chemie, Weinheim: 419pp.
- Guillard, R.R.L. & Ryther, J.H. (1962). Studies on marine planktonic diatoms. I. *Cyclotella* *nan* Hustedt and *Detonula confervaceae* (Cleve) Gran. Can. J. Microbiol. 8: 229-239.
- Hainbucher, D., Pohlmann, T. & Backhaus, J. (1987). Transport of conservative passive tracers in the North Sea: first results of a circulation and transport model. Cont. Shelf Res. 7: 1161-1179.
- Halim, Y. (1960). *Alexandrium minutum* nov. g. nov. sp. dinoflagellé provocant des 'eaux rouges'. Vie et Milieu 11: 102-105.
- Hallegraeff, G.M. (1993). A review of harmful algal blooms and their apparent global increase. Phycologia 32: 79-99.
- Hallegraeff, G.M. & Sumner, C. (1986). Toxic plankton blooms affect shellfish farms. Australian Fisheries 45: 15-18.
- Hallegraeff, G.M. & Bolch, C.J. (1991). Transport of toxic dinoflagellate cysts via ships' ballast water. Mar. Pollut. Bull. 22: 27-30.
- Hallegraeff, G.M. & Bolch, C.J. (1992). Transport of diatom and dinoflagellate resting spores in ships' ballast water: implications for plankton biogeography and aquaculture. J. Plankton Res. 14: 1067-1084.
- Hallegraeff, G.M., Steffensen, D.A. & Wetherbee, R. (1988 a). Three estuarine Australian dinoflagellates that can produce paralytic shellfish toxins. J. Plankton Res. 10: 533-541.
- Hallegraeff, G.M., Bolch, C.J., Koerbin, B. & Bryan, J. (1988 b). Ballast water a danger to aquaculture. Australian Fisheries 47: 32-34.
- Hallegraeff, G.M., Stanley, S.O., Bolch, C.J. & Blackburn, S.I. (1989). *Gymnodinium catenatum* blooms and shellfish toxicity in southern Tasmania, Australia. In: Red Tides: Biology, Environmental Science, and Toxicology, Hrsg. T. Okaichi, D.M. Anderson & T. Nemoto. Elsevier, Amsterdam: 77-80.
- Hallegraeff, G.M., Bolch, C.J., Bryan, J. & Koerbin, B. (1990). Microalgal spores in ship's ballast water: a danger for aquaculture. In: Toxic Marine Phytoplankton, Hrsg. E. Granéli, B. Sundström, L. Edler & D.M. Anderson. Elsevier, Amsterdam: 475-480.
- Hallegraeff, G.M., Nichols, P.D., Volkman, J.K., Blackburn, S.I. & Everitt, D.A. (1991). Pigments, fatty acids, and sterols of the toxic dinoflagellate *Gymnodinium catenatum*. J.

- Phycol. 27: 591-599.
- Harland, R. (1973). Quaternary (Flandrian ?) dinoflagellate cysts from the Grand Banks, off Newfoundland, Canada. *Paleobot. Palynol.* 16: 229-242.
- Harland, R. (1977). Recent and late Quaternary (Flandrian and Devensian) dinoflagellate cysts from marine continental shelf sediments around the British Isles. *Palaeontographica Abt. B* 164: 87-126, Taf. 1-4.
- Harland, R. (1981). Cysts of the colonial dinoflagellate *Polykrikos schwartzii* Bütschli 1873, (Gymnodiniales), from recent sediments, Firth Of Forth, Scotland. *Palynology* 5: 65-79.
- Harland, R. (1982). A review of recent and quaternary organic-walled dinoflagellate cysts of the genus *Protoperidinium*. *Palaeontology* 25: 369-397.
- Harland, R. (1983). Distribution maps of recent dinoflagellate cysts in bottom sediments from the North Atlantic Ocean and adjacent seas. *Palaeontology* 26: 321-387.
- Harland, R. (1984). Recent and Late Quaternary dinoflagellate cysts from the area of the Greenland - Iceland - Faeroe - Scotland Ridge. *J. micropalaeontol.* 3: 95-108.
- Harland, R. (1988 a). Quaternary dinoflagellate cyst biostratigraphy of the North Sea. *Palaeontology* 31: 877-903.
- Harland, R. (1988 b). Dinoflagellates, their cysts and Quaternary stratigraphy. *New Phytol.* 108: 111-120.
- Harland, R. & Sharp, J. (1986). Elongate *Spiniferites* cysts from North Atlantic bottom sediments. *Palynology* 10: 25-34.
- Harland, R., Reid, P.C., Dobell, P. & Norris, G. (1980). Recent and sub-recent dinoflagellate cysts from the Beaufort Sea, Canadian Arctic. *Grana* 19: 211-225.
- Hawryluk, M., Schwinghamer, P., Powell, C. & MacKenzie, C.H. (1992). Winter occurrence of PSP in inshore Newfoundland waters is caused by resuspended hypnozygotes of *Alexandrium fundyense*. In: Proceedings of the third canadian workshop on harmful marine algae, Hrsg. J.-C. Therriault & M. Levasseur. Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences 1893: 13-14.
- Heaney, S.I. (1971). The toxicity of *Microcystis aeruginosa* Kutz from some english reservoirs. *Water Treat. Exam.* 20: 235-244.
- Heiskanen, A.-S. (1993). Mass encystment and sinking of dinoflagellates during a spring bloom. *Mar. Biol.* 116: 161-167.
- Hensen, V. (1887). Ueber die Bestimmung des Plankton's oder des im Meere treibenden Materials an Pflanzen und Thieren; nebst Anhang. Bericht der Kommission zur wissenschaftlichen Untersuchung der deutschen Meere in Kiel 1882-1886, 5: 1-108.
- Hesse, K.-J. (1988). Zur Ökologie des Phytoplanktons in Fronten und Wassermassen der Deutschen Bucht. Diss. Univ. Kiel: 153pp.
- Hesse, K.-J. & Nehring, S. (1993). Phytoplanktonuntersuchungen. In: WOCE-NORD, Cruise No. 18, NORDSEE, Cruise No. 19, Hrsg. J. Meincke & G. Becker. Meteor-Berichte, Univ. Hamburg, 93-1: 70-74.
- Hesse, K.-J., Liu, Z.L. & Schaumann, K. (1989). Phytoplankton and fronts in the German Bight. *Scient. Mar.* 53: 187-196.
- Hesse, K.-J., Hentschke, U. & Brockmann, U. (1992). A synoptic study of nutrient and phytoplankton characteristics in the German Wadden Sea with respects to coastal eutrophication. In: Marine Eutrophication and Population Dynamics, Hrsg. G. Colombo, I. Ferrari, V.U. Ceccherelli & R. Rossi. Olsen & Olsen, Fredensborg: 45-53.
- Hesse, K.-J., Nehring, S. & Riedel-Lorjé, J.C. (1994). Phytoplankton und seine Dauerstadien in halbgeschlossenen Brackwasserbecken am Rande des Wattenmeeres. *Berichte aus der*

- Ökosystemforschung Wattenmeer Heft No. 4, Band 2: 83-86.
- Hesse, K.-J., Tillmann, U., Nehring, S. & Brockmann, U. (im Druck). Factors controlling phytoplankton distribution in coastal waters of the German Bight (North Sea). In, Proc. 28th European Marine Biological Symposium, Hersonisos 1993.
- Hickel, B. (1988 a). Sexual reproduction and life cycle of *Ceratium furcoides* (Dinophyceae) in situ in the lake Plußsee (F.R.). *Hydrobiologia* 161: 41-48.
- Hickel, B. (1988 b). Morphology and life cycle of *Ceratium rhomboides* nov. sp. (Dinophyceae) from the lake Plußsee (Federal Republic). *Hydrobiologia* 161: 49-54.
- Hickel, W. (1979). Das Wattenmeer als Sinkstoff-Falle. *Umschau* 79: 608-609.
- Hickel, W., Hagmeier, E. & Drebes, G. (1971). *Gymnodinium* blooms in the Helgoland Bight (North Sea) during August, 1968. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* 22: 401-416.
- Hickel, W., Berg, J. & Treutner, K. (1992). Variability in phytoplankton biomass in the German Bight near Helgoland, 1980-1990. *ICES mar. Sci. Symp.* 195: 249-259.
- Honsell, G. (1993). First report of *Alexandrium minutum* in northern Adriatic waters (Mediterranean Sea). In, Toxic Phytoplankton Blooms in the Sea, Hrsg. T.J. Smayda & Y. Shimizu. *Developments in Marine Biology* 3. Elsevier, Amsterdam: 127-132.
- Hsu, C.P., Marchand, A., Shimizu, Y. & Sims, G.G. (1979). Paralytic shellfish toxins in the sea scallop, *Placopecten magellanicus*, in the Bay of Fundy. *J. Fish. Res. Bd. Canada* 36: 32-36.
- Huber, G. & Nipkow, F. (1922). Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklung von *Ceratium hirundinella* O.F. Müller. *Zeitschrift für Botanik* 14: 337-371.
- Hylleberg, J. & Riis-Vestergaard, H. (1984). Marine environments; the fate of Detritus. *Biologiske Studier* 5. Akademisk Forlag Copenhagen: 288pp.
- Ichikawa, S., Wakao, Y. & Fukuyo, Y. (1992). Extermination efficacy of hydrogen peroxide against cysts of red tide and toxic dinoflagellates, and its adaptability to ballast water of cargo ships. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* 58: 2229-2233.
- Ichikawa, S., Wakao, Y. & Fukuyo, Y. (1993). Hydrogen peroxide as an extermination agent against cysts of red tide and toxic dinoflagellates. In, Toxic Phytoplankton Blooms in the Sea, Hrsg. T.J. Smayda & Y. Shimizu. *Developments in Marine Biology* 3. Elsevier, Amsterdam: 133-138.
- Ikeda, T., Matsuno, S., Sato, S., Ogata, T., Kodama, M., Fukuyo, Y. & Takayama, H. (1989). First report of paralytic shellfish poisoning caused by *Gymnodinium catenatum* Graham (Dinophyceae) in Japan. In, Red Tides: Biology, Environmental Science, and Toxicology, Hrsg. T. Okaichi, D.M. Anderson & T. Nemoto. Elsevier, Amsterdam: 411-414.
- Inoue, H. (1990). *Protoperidinium pentagonum* (Gran) Balech. In, Red Tide Organisms in Japan - An illustrated Taxonomic Guide, Hrsg. Y. Fukuyo, H. Takano, M. Chihara & K. Matsuoka. Uchida Rokakuho, Tokyo: 154-155.
- Irion, G. (1988). Sektion Sedimentpetrographie. *Nachrichten des Marschenrates zur Förderung der Forschung im Küstengebiet der Nordsee* 25: 44.
- Jamieson, G.S. & Chandler, R.A. (1983). Paralytic shellfish poison in sea scallops (*Placopecten magellanicus*) in the West Atlantic. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 40: 313-318.
- Jan Du Chêne, R., Masure, E., Becheler, I., Biffi, U., De Vains, G., Fauconnier, D., Ferrario, R., Foucher, J.-Cl., Gaillard, M., Hochuli, P., Lachkar, G., Michoux, D., Monteil, E., Moron, J.-M., Rauscher, R., Raynaud, J.-F., Taugourdeau, J. & Turon, J.-L. (1986). Guide pratique la détermination de kystes de Dinoflagellés fossiles: le complexe *Gonyaulacysta*. *Bull. Centres Rech. Explor.-Prod. Elf-Aquitaine, Mém.* 12: 479pp.

- Jeffrey, S.W. & Humphrey, G.F. (1975). New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b,  $c_1$  and  $c_2$  in higher plants, algae and natural phytoplankton. *Biochem. Physiol. Pflanz.* 176: 191-194.
- Jenkinson, I.R. (1990). Estuarine plankton of Co Limerick. I. A recurrent summer bloom of the dinoflagellate *Glenodinium foliaceum* Stein confined to the Deel Estuary, with data on microplankton blooms. *Ir. Nat. J.* 23: 173-180.
- Jochem, F. (1990). Zur Struktur und Dynamik autotropher Ultraplankton-Gemeinschaften in marinen Warmwasser-Ökosystemen. *Berichte aus dem Institut für Meereskunde No. 195*: 220pp.
- Jonasson, A. & Olausson, E. (1966). New devices for sediment sampling. *Mar. Geol.* 4: 365-372.
- Jørgensen, B.B. (1982). Mineralization of organic matter in the sea bed - the role of sulphate reduction. *Nature (Lond.)* 296: 643-645.
- Kalle, K. (1956). Chemisch-hydrographische Untersuchungen in der inneren Deutschen Bucht. *Dtsch. hydrogr. Z.* 9: 55-65.
- Kat, M. (1980). Preliminary note on dinoflagellate cysts in the Oosterschelde (The Netherlands) in relation to shellfish poisoning. *Aquaculture* 21: 97-100.
- Kat, M. (1985). *Dinophysis acuminata* blooms, the distinct cause of dutch mussel poisoning. In: *Toxic Dinoflagellates*, Hrsg. D.M. Anderson, A.W. White & D.G. Boaden. Elsevier, Amsterdam: 73-76.
- Kautsky, H. (1973). The distribution of the radio nuclide Caesium 137 as an indicator for North Sea watermass transport. *Dtsch. hydrogr. Z.* 26: 241-246.
- Keafer, B.A., Buesseler, K.O. & Anderson, D.M. (1992). Burial of living dinoflagellate cysts in estuarine and nearshore sediments. *Mar. Micropaleontol.* 20: 147-161.
- Kelley, I. & Pfister, L.A. (1989). Vegetative reproduction of the freshwater dinoflagellate *Gloeodinium montanum*. *J. Phycol.* 25: 241-247.
- Kimor, B., Moigis, A.G., Dohms, V. & Stienen, C. (1985). A case of mass occurrence of *Prorocentrum minimum* in the Kiel Fjord. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 27: 209-215.
- Kita, T. & Fukuyo, Y. (1988). Description of the Gonyaulacoid dinoflagellate *Alexandrium hiranoi* sp. nov. inhabiting tidepools on Japanese Pacific Coast. *Bull. Plankton Soc. Japan* 35: 1-7.
- Klebs, G. (1912). Über Flagellaten- und Algen-ähnliche Peridineen. *Verh. Naturh.-Med. Ver. Heidelberg N.F.* 11: 369-451.
- Kobayashi, S. & Matsuoka, K. (1984). Cyst and theca forms of *Protoperidinium conicum* (Gran) Balech (Dinophyceae). *Jap. J. Phycol.* 32: 251-256.
- Kobayashi, S. & Yuki, K. (1991). Distribution of dinoflagellate cysts in surface sediments of Japanese coastal waters. II. Matoya Bay. *Bull. Plankton Soc. Japan* 38: 9-23.
- Kobayashi, S., Matsuoka, K. & Iizuka, S. (1981). First record of cysts of *Gonyaulax polyedra* Stein in bottom sediment from Omura Bay, Nagasaki prefecture, Japan. *Bull. Plankton Soc. Japan* 28: 53-57.
- Kobayashi, S., Matsuoka, K. & Iizuka, S. (1986). Distribution of dinoflagellate cysts in surface sediments of Japanese coastal waters. I. Omura Bay, Kyushu. *Bull. Plankton Soc. Japan* 33: 81-93.
- Köpcke, B. (1991). Meroplanktische Larven im Salzwasserbiotop des Beltringharder Kooges. *Diplom Thesis, Univ. Hamburg*: 106pp.
- Kojima, N. & Kobayashi, S. (1992). Motile cell-like cyst of *Gyrodinium instriatum* Freudenthal et Lee (Dinophyceae). *Rev. Palaeobot. Palynol.* 74: 239-247.

- Konovalova, G.V. (1993). Toxic and potentially toxic dinoflagellates from the far east coastal waters of Russia. In, Toxic Phytoplankton Blooms in the Sea, Hrsg. T.J. Smayda & Y. Shimizu. Developments in Marine Biology 3. Elsevier, Amsterdam: 275-279.
- Koray, T. & Buyukisik, B. (1988). Toxic dinoflagellate blooms in the harbour region of Izmir Bay (Aegean Sea). Rev. Internat. Océanogr. Médicale 91-92: 25-42.
- Krost, P., Bernhard, M., Werner, F. & Hukriede, W. (1990). Otter trawl tracks in Kiel Bay (Western Baltic) mapped by side-scan sonar. Meeresforsch. 32: 344-353.
- Landesamt für Wasserhaushalt und Küsten Kiel (1987). Gewässerüberwachung Binnengewässer. Jahresbericht.
- Langhans, V.H. (1925). Gemischte Populationen von *Ceratium hirundinella* (O.F.M.) Schrank und ihre Deutung. Arch. Protistenk. 52: 585-602.
- Larrazabal, M.E., Lassus, P., Maggi, P. & Bardouil, M. (1990). Kystes modernes de dinoflagelles en baie de Vilaine-Bretagne Sud (France). Cryptogamie Algol. 11: 171-185.
- Lee, J.-B. & Yoo, K.-I. (1991). Distribution of dinoflagellate cysts in Masan Bay, Korea. J. Oceanol. Soc. Korea 26: 304-312.
- Lemmermann, C. (1908). Flagellatae, Chlorophyceae, Coccosphaerales, Silicoflagellatae. In, Nordisches Plankton. Botanischer Teil, XXI, Hrsg. K. Brandt & C. Apstein. Lipsius & Tischer, Kiel Leipzig: 40pp.
- Lentin, J.K. & Williams, G.L. (1993). Fossil dinoflagellates: Index to genera and species. American Association of Stratigraphic Palynologists, Contribution Series No. 28: 856pp.
- Lenz, J. (1977). Plankton Populations. In, Microbial Ecology of a Brackish Water Environment, Ecological Studies 25, Hrsg. G. Rheinheimer. Springer Verlag, Berlin: 79-89.
- Lenz, J. (1981). Phytoplankton standing stock and primary production in the Western Baltic. Kieler Meeresforsch. Sdh. 5: 29-40.
- Lenz, J. (1991). FRG Country report 1989/90. ICES Working Group "Phytoplankton and the Management of their Effects". 15pp.
- Lewis, C.M., Yentsch, C.M. & Dale, B. (1979). Distribution of *Gonyaulax excavata* resting cysts in the sediments of Gulf of Maine. In, Toxic Dinoflagellate Blooms, Hrsg. D.L. Taylor & H.H. Seliger. Elsevier, Amsterdam: 235-238.
- Lewis, J. (1988). Cysts and sediments: *Gonyaulax polyedra* (*Lingulodinium machaerophorum*) in Loch Creran. J. mar. biol. Ass. U.K. 68: 701-714.
- Lewis, J. (1990). The cyst-theca relationship of *Oblea rotunda* (Diplopsalidaceae, Dinophyceae). Br. phycol. J. 25: 339-351.
- Lewis, J. (1991). Cyst-theca relationships in *Scrippsiella* (Dinophyceae) and related orthoperidinoid genera. Botanica mar. 34: 91-106.
- Lewis, J. & Burton, P. (1988). A study of newly eexcysted cells of *Gonyaulax polyedra* (Dinophyceae) by electron microscopy. Br. phycol. J. 23: 49-60.
- Lewis, J. & Dodge, J.D. (1990). The use of the SEM in dinoflagellate taxonomy. In, Scanning Electron Microscopy in Taxonomy and Functional Morphology, Hrsg. D. Claugher. Systematics Association Special Volume 41: 125-148.
- Lewis, J., Dodge, J.D. & Tett, P. (1984). Cyst-theca relationships in some *Protoperidinium* species (Peridiniales) from Scottish sea lochs. J. Micropalaeontol. 3: 25-34.
- Lewis, J., Tett, P. & Dodge, J.D. (1985). The cyst-theca cycle of *Gonyaulax polyedra* (*Lingulodinium machaerophorum*) in Creran, a Scottish west coast sea-loch. In, Toxic Dinoflagellates, Hrsg. D.M. Anderson, A.W. White & D.G. Boaden. Elsevier, Amsterdam: 85-90.



- Lirdwitayaprasit, T., Nishio, S., Montani, S. & Okaichi, T. (1990). The biochemical processes during cyst formation in *Alexandrium catenella*. In, Toxic Marine Phytoplankton, Hrsg. Hrsg. E. Granéli, B. Sundström, L. Edler & D.M. Anderson. Elsevier, Amsterdam: 294-299.
- Loeblich III, A.R. & Loeblich L.A. (1984). Dinoflagellate cysts. In, Dinoflagellates, Hrsg. D.L. Spector. Academic Press, Inc.: 443-480.
- Lohmann, H. (1904). Eier und sogenannte Cysten der Plankton-Expedition. Anhang: Cyphonautes. In, Ergebnisse der Plankton-Expedition der Humboldt-Stiftung Bd. IV.N., Hrsg. V. Hensen. Lipsius & Tischer, Kiel Leipzig: 62pp + 7pl.
- Lohmann, H. (1910). Eier und Cysten des nordischen Planktons. In, Nordisches Plankton. Zoologischer Teil. Band 1(2), Hrsg. K. Brandt & C. Apstein. Verlag Lipsius & Tischler, Kiel Leipzig. 20pp.
- Lüthy, J. (1979). Epidemic paralytic shellfish poisoning in Western Europe, 1976. In, Toxic Dinoflagellate Blooms, Hrsg. D.L. Taylor & H.H. Seliger. Elsevier, Amsterdam: 15-23.
- MacLean, J.L. (1989). Indo-Pacific red tides, 1985-1988. Mar. Pollut. Bull. 20: 304-310.
- Maranda, L., Anderson, D.M. & Shimizu, Y. (1985). Comparison of toxicity between populations of *Gonyaulax tamarensis* of eastern north american waters. Estuar. Coast. Shelf Sci. 21: 401-410.
- Marasovic, I. (1989). Encystment and excystment of *Gonyaulax polyedra* during a red tide. Estuar. Coast. Shelf Sci. 28: 35-41.
- Marasovic, I. (1993). Preliminary observations on the relationship between temporary and resting cysts of *Linulodinium polyedra* (Stein) Dodge. In, Toxic Phytoplankton Blooms in the Sea, Hrsg. T.J. Smayda & Y. Shimizu. Developments in Marine Biology 3. Elsevier, Amsterdam: 139-142.
- Marcus, N.H. & Schmidt-Gengenbach, J. (1986). Recruitment of individuals into the plankton: the importance of bioturbation. Limnol. Oceanogr. 31: 206-210.
- Martinez, A., Reguera, B., Fernandez, M.L., Miguez, A. & Cacho, E. (1991). Spatial distribution of PSP toxicity in the mussel rafts of the Galician Rias (NW Spain): some management strategies. In, Proceedings of Symposium on Marine Biotoxins, Paris 1991, Hrsg. J.M. Fremy. Editions France Centre National d'Etudes Veterinaires et Alimentaires, Maisons-Alfort: 211-215.
- Matsuoka, K. (1976). Recent thecate and fossilized dinoflagellates off Hachinohe Coast, Northeastern Japan. Publ. Seto Mar. Biol. Lab. 23: 351-369.
- Matsuoka, K. (1982). Dinoflagellate cysts in surface sediments of Omura Bay, West Kyushu, Japan. In, Fundamental studies of the effects on the marine environment of the outbreaks of red tides, Hrsg. T. Okaichi. Reports of Environmental Sciences, Monbusho, Tokyo, B 148-R14-8: 197-204.
- Matsuoka, K. (1984). Cyst and theca of *Protoperidinium avellana* (Meunier) Balech, (Dinophyceae). Bull. Fac. Lib. Arts, Nagasaki Univ., Nat. Sci., 25: 37-47.
- Matsuoka, K. (1985 a). Organic-walled dinoflagellate cysts from surface sediments of Nagasaki Bay and Senzaki Bay, West Japan. Bull. Fac. Lib. Arts, Nagasaki Univ., Nat. Sci 25: 21-115.
- Matsuoka, K. (1985 b). Archeopyle structure in modern gymnodinialean dinoflagellate cysts. Rev. Palaeobot. Palynol. 44: 217-231.
- Matsuoka, K. (1985 c). Distribution of the dinoflagellate cyst in surface sediments of the Tsushima warm current. Quaternary Res. 24: 1-12.
- Matsuoka, K. (1985 d). Cyst and thecate forms of *Phyrophacus steinii* (Schiller) Wall et

- Dale, 1971. Trans. Proc. Palaeont. Soc. Japan, N.S. 140: 240-262.
- Matsuoka, K. (1987 a). Organic-walled dinoflagellate cysts from surface sediments of Akkeshi Bay and Lake Saroma, North Japan. Bull. Fac. Lib. Arts, Nagasaki Univ., Nat. Sci 28: 35-123.
- Matsuoka, K. (1987 b). Dinoflagellate II, Cyst. In, A Guide for studies of Red Tide Organisms, Hrsg. Japan Fisheries Resource Conservation Association, Shuwa, Tokyo: 399-476.
- Matsuoka, K. (1988). Cyst-theca relationships in the diplopsalid group (Peridinales, Dinophyceae). Rev. Palaeobot. Palynol. 56: 95-122.
- Matsuoka, K. (1989). Morphological features of the cyst of *Pyrodinium bahamense* var. *compressum*. In, Biology, epidemiology and management of *Pyrodinium* red tides, Hrsg. G.M. Hallegraeff & J.L. Maclean. ICLARM Conference Procc. 21: 219-229.
- Matsuoka, K. (1990). *Gonyaulax verior* Sournia. In, Red Tide Organisms in Japan - An Illustrated Taxonomic Guide, Hrsg. Y. Fukuyo, H. Takano, M. Chihara & K. Matsuoka. Uchida Rokakuho, Tokyo: 106-107.
- Matsuoka, K. (1992). Seasonal variability of palynomorphs in a JT-03 sediment trap setted in the Japan Trench. Bull. Fac. Lib. Arts Nagasaki Univ. Nat. Sci. 32: 221-233.
- Matsuoka, K. & Fukuyo, Y. (1986). Cyst and motile morphology of a colonial dinoflagellate *Pheopolykrikos hartmannii* (Zimmermann) comb. nov. J. Plankton Res. 8: 811-818.
- Matsuoka, K., Fukuyo, Y. & Anderson, D.M. (1988). The cyst and theca of *Gonyaulax verior* Sournia (Dinophyceae) and their implication for the systematics of the genus *Gonyaulax*. Jpn. J. Phycol. (Sorui) 36: 311-320.
- Matsuoka, K., Fukuyo, Y. & Anderson, D.M. (1989). Methods for modern dinoflagellate cyst studies. In, Red Tides: Biology, Environmental Science, and Toxicology, Hrsg. T. Okaichi, D.M. Anderson & T. Nemoto. Elsevier, Amsterdam: 461-479.
- Matsuoka, K., Kobayashi, S. & Hzuka, S. (1982). Cysts of *Protoperidinium divaricatum* (Meunier) Parke et Dodge 1976 from surface sediments of Omura Bay, West Japan. Rev. Palaeobot. Palynol. 38: 109-118.
- Matsuoka, K., Kobayashi, S. & Gains, G. (1990). A new species of the genus *Ensiculifera* (Dinophyceae): its cyst and motile forms. Bull. Plankton Soc. Japan 37: 127-143.
- McMinn, A. (1991). Recent dinoflagellate cysts from estuaries on the central coast of New South Wales, Australia. Micropaleontology 37: 269-287.
- Mee, L.D., Espinosa, M. & Diaz, G. (1986). Paralytic shellfish poisoning with a *Gymnodinium catenatum* red tide on the Pacific coast of Mexico. Mar. Environ. Res. 19: 77-92.
- Meischner, D. & Rumohr, J. (1974). A light-weight, high-momentum gravity corer for subaqueous sediments. Senckenbergiana marit. 6: 105-117.
- Méndez, S. & Brazeiro, A. (1993). *Gymnodinium catenatum* und *Alexandrium fraterculus* associated with a toxic period in Uruguay. In, Abstracts and Poster Classification, 6th Int. Conf. Toxic Marine Phytoplankton, Nantes 1993: 139.
- Meunier, A. (1910). Campagne Artique de 1907; Microplankton des Mers de Barents et de Kara. Ch. Buleus, Bruxelles: 343pp + 37pl.
- Meunier, A. (1919). Microplankton de la Mer Flamande. Mem. Mus. Roy. Hist. Nat. Belgique 8: 1-116 + 15-21pl.
- Miller, A.A.L., Mudie, P.J. & Scott, D.B. (1982). Holocene history of Bedford Basin, Nova Scotia: foraminifera, dinoflagellates and pollen records. Can. J. Earth Sci. 19: 2342-2367.
- Möbius, K. (1887). Systematische Darstellung der Thiere des Plankton's, gewonnen in der

- westlichen Ostsee und auf einer Fahrt von Kiel in den atlantischen Ozean. Jber. Komm. wiss. Unters. dt. Meere 5: 109-124.
- Moestrup, Ø. & Hansen, P.J. (1988). On the occurrence of the potentially toxic dinoflagellate *Alexandrium tamarense* (= *Gonyaulax excavata*) and *A. ostenfeldii* in Danish and Faroese waters. *Ophelia* 28: 195-213.
- Montresor, M. & Tomas, C.R. (1988). Growth and probable gamete formation in the marine dinoflagellate *Ceratium schrankii*. *J. Phycol.* 24: 495-502.
- Montresor, M. & Zingone, A. (1988). *Scrippsiella precaria* sp. nov. (Dinophyceae), a marine dinoflagellate from the Gulf of Naples. *Phycologia* 27: 387-394.
- Montresor, M. & Marino, D. (1989). Reproduction and cyst formation in *Scrippsiella precaria* (Dinophyceae). *Giorn. Bot. Ital.* 123: 157-167.
- Montresor, M., Marino, D., Zingone, A. & Dafnis, G. (1990). Three *Alexandrium* species from coastal Tyrrhenian waters (Mediterranean Sea). In, Toxic Marine Phytoplankton, Hrsg. E. Graneli, B. Sundström, L. Edler & D.M. Anderson. Elsevier, Amsterdam: 82-87.
- Montresor, M., Zingone, A. & Marino, D. (1993 a). The paratabulate resting cyst of *Alexandrium pseudogonyaulax* (Dinophyceae). In, Toxic Phytoplankton Blooms in the Sea, Hrsg. T.J. Smayda & Y. Shimizu. Developments in Marine Biology 3. Elsevier, Amsterdam: 159-164.
- Montresor, M., Zingone, A. & Marino, D. (1993 b). The calcareous resting cyst of *Pentaparsodinium tyrrhenicum* comb. nov. (Dinophyceae). *J. Phycol.* 29: 223-230.
- Montresor, M., Zingone, A. & Marino, D. (im Druck) Cisti die Dinoflagellati nei sedimenti marini della Campania. *Oebalia*.
- Morey-Gaines, G. (1982). *Gymnodinium catenatum* Graham (Dinophyceae): morphology and affinities with armoured forms. *Phycologia* 21: 154-163.
- Morey-Gaines, G. & Ruse, R.H. (1980). Encystment and reproduction of the predatory dinoflagellate, *Polykrikos kofoidii* Chatton (Gymnodiniales). *Phycologia* 19: 230-236.
- Morzadec-Kerfourn, M.-T. (1977). Les kystes de dinoflagelles dans les sediments recents le long des Cotes Bretonnes. *Rev. Micropaleontol.* 20: 157-166.
- Morzadec-Kerfourn, M.T. (1992). Upper Pleistocene and Holocene dinoflagellate cyst assemblages in marine environments of the Mediterranean Sea and the Northwest Atlantic coast of France. In, Neogene and Quaternary Dinoflagellate Cysts and Acritarchs, Hrsg. M.J. Head & J.H. Wrenn. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, Dallas: 121-132.
- Mudie, P.J. (1992). Circum-arctic Quaternary and Neogene marine palynofloras: paleoecology and statistical analysis. In, Neogene and Quaternary Dinoflagellate Cysts and Acritarchs, Hrsg. M.J. Head & J.H. Wrenn. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, Dallas: 347-390.
- Muñoz, P. & Avaria, S.P. (1983). *Scrippsiella trochoidea* (Stein) Loeblich III, nuevo organismo causante de marea roja en la Bahia de Valparaiso, Chile. *Rev. Biol. Mar., Valparaiso* 19: 63-78.
- Nakamura, Y., Umemori, T., Watanabe, M., Kulis, D.M. & Anderson, D.M. (1990). Encystment of *Chattonella antiqua* in laboratory cultures. *J. Oceanogr. Soc. Japan* 46: 35-43.
- Nakata, K. & Iizuka, S. (1987). A note on overwintering of a red tide dinoflagellate *Gymnodinium nagasakiense* (Dinophyceae) in Omura Bay, Kyushu. *Bull. Plankton Soc. Japan* 34: 199-201.

- Nehring, S. (1992). Cystenbildung als Lebensstrategie bei Dinoflagellaten. Jber. Forschungs- und Technologiezentrum Westküste Büsum 1991: 12-14.
- Nehring, S. (1993 a). Mortality of dogs associated with a mass development of *Nodularia spumigena* (Cyanophyceae) in a brackish lake at the German North Sea coast. J. Plankton Res. 15: 867-872.
- Nehring, S. (1993 b). *Gymnodinium catenatum* in German coastal waters. Harmful Algae News, UNESCO IOC Newsl. 7: 1,4.
- Nehring, S. (1993 c). Mechanisms for recurrent nuisance algal blooms in coastal zones: resting cyst formation as life-strategy of dinoflagellates. In, Interdisciplinary Discussion of Coastal Research and Coastal Management Issues and Problems, Hrsg. H. Sterr, J. Hofstede & H.-P. Plag. Lang, Frankfurt/M.: 454-467.
- Nehring, S. (1994 a). Spatial distribution of dinoflagellate resting cysts in Recent sediments of Kiel Bight, Germany (Baltic Sea). Ophelia 39: 137-158.
- Nehring, S. (1994 b). *Gymnodinium catenatum*: Befunde und Hypothesen. Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Meeresforschung 2/94: 6-10.
- Nehring, S. (im Druck a). First record of living *Alexandrium minutum* resting cysts in the Western Baltic. Harmful Algae News, UNESCO IOC Newsletter 8.
- Nehring, S. (im Druck b). *Scrippsiella* spp. resting cysts from the German Bight (North Sea): A tool for more complete check-lists of dinoflagellates. Neth. J. Sea Res. 33.
- Nehring, S. (im Druck c). Dinoflagellate resting cysts in recent sediments of the Western Baltic as indicators for the occurrence of "non-indigenous" species in the water column. In, Proc. 13th BMB Symposium, Riga/Jurmala 1993.
- Nehring, S. (im Druck d). Dinoflagellate resting cysts as factors in phytoplankton ecology of the North Sea. Helgoländer Meeresunters. 49.
- Nehring, S. (im Druck e). *Gymnodinium catenatum* Graham (Dinophyceae) in Europe: A growing problem? J. Plankton Res.
- Nehring, S., Hesse, K.-J. & Tillmann, U. (im Druck). The German Wadden Sea: A problem area for nuisance blooms? In, Proc. 6th Int. Conf. Toxic Marine Phytoplankton, Nantes 1993.
- Nezan, E. & Ledoux, M. (1989). Red tide by *Alexandrium minutum* in France. Red Tide Newsletter 2(1): 2-3.
- Niermann, U. & Bauerfeind, E. (1990). Ursachen und Auswirkungen von Sauerstoffmangel. In, Warnsignale aus der Nordsee, Hrsg. J.L. Lozán, W. Lenz, E. Rachor, B. Watermann, H. v. Westernhagen. Paul Parey, Berlin: 65-75.
- Noe-Nygaard, N., Surlyk, F. & Piasecki, S. (1987). Bivalve mass mortality caused by toxic dinoflagellate blooms in a Berriasian-Valanginian Lagoon, Bornholm, Denmark. Palaios 2: 263-273.
- Nordberg, K. & Bergsten, H. (1988). Biostratigraphic and sedimentological evidence of hydrographic changes in the Kattegat during the later part of the Holocene. Mar. Geol. 83: 135-158.
- Nordli, E. (1951). Resting spores in *Goniaulax polyedra* Stein. Nytt Mag. Naturvid. 88: 207-212.
- Ogata, T., Kodama, M. & Ishimaru, T. (1989). Effect of water temperature and light intensity on growth rate and toxin production of toxic dinoflagellates. In, Red Tides: Biology, Environmental Science, and Toxicology, Hrsg. T. Okaichi, D.M. Anderson & T. Nemoto. Elsevier, Amsterdam: 423-426.
- Oshima, Y., Hayakawa, T., Hashimoto, M., Kotaki, Y. & Yasumoto, T. (1982). Classifica-

- tion of *Protogonyaulax tamarensis* from northern Japan into strains by toxin composition. Bull. Japan. Soc. Sci. Fish. 48: 851-854.
- Oshima, Y., Hirota, M., Yasumoto, T., Hallegraeff, G.M., Blackburn, S.I. & Steffenesen, D.A. (1989). Production of paralytic shellfish toxins by the dinoflagellate *Alexandrium minutum* Halim from Australia. Nippon Suisan Gakkaishi 55: 925.
- Oshima, Y., Itakura, H., Lee, K.-C., Yasumoto, T., Blackburn, S.I. & Hallegraeff, G.M. (1993). Toxin production by the dinoflagellate *Gymnodinium catenatum*. In, Toxic Phytoplankton Blooms in the Sea, Hrsg. T.J. Smayda & Y. Shimizu. Developments in Marine Biology 3. Elsevier, Amsterdam: 907-912.
- Oshima, Y., Singh, H.T., Fukuyo, Y. & Yasumoto, T. (1982). Identification and toxicity of the resting cysts of *Protogonyaulax* found in Ofunato Bay. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 48: 1303-1305.
- Oshima, Y., Yasumoto, T., Kodama, M., Ogata, T., Fukuyo, Y. & Matsuura, F. (1982). Features of paralytic shellfish poison occurring in Tohoku district. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 48: 525-530.
- Owen, K.C. & Norris, D.R. (1982). Benthic resting cysts of *Gonyaulax monilata* Howell and their relationship to red tides in the Indian River, Florida. Florida Sci. 45: 227-233.
- Paasche, E. (1973). Silicon and the ecology of marine plankton diatoms. II. Silicate-uptake kinetics in five diatom species. Mar. Biol. 19: 262-269.
- Page, T.L. (1994). Time is the essence: molecular analysis of the biological clock. Science 263: 1570-1572.
- Pankow, H. (1990). Ostsee-Alegenflora. Fischer, Jena: 648pp.
- Park, H.-D. & Hayashi, H. (1993). Role of encystment and excystment of *Peridinium bipes* f. *occulatum* (Dinophyceae) in freshwater red tides in Lake Kizaki, Japan. J. Phycol. 29: 435-441.
- Paulmier, G. (1992). Catalogue illustre des microphytes planctoniques et benthiques des Cotes Normandes. Rapports internes de la Direction des Ressources Vivantes de l'IFREMER, DRV-92.007-RH/LE ROBERT: 1-107.
- Paulsen, O. (1908). Peridiniales. In, Nordisches Plankton. Botanischer Teil, Band 18, Hrsg. K. Brandt & C. Apstein. Lipsius Tischler, Kiel Leipzig: 124pp.
- Pfiester, L.A. (1975). Sexual reproduction of *Peridinium cinctum* f. *ovoplanum* (Dinophyceae). J. Phycol. 11: 259-265.
- Pfiester, L.A. (1976). Sexual reproduction of *Peridinium willei* (Dinophyceae). J. Phycol. 12: 234-238.
- Pfiester, L.A. (1977). Sexual reproduction of *Peridinium gatunense* (Dinophyceae). J. Phycol. 13: 92-95.
- Pfiester, L.A. (1984). Sexual Reproduction. In, Dinoflagellates, Hrsg. D.L. Spector. Academic Press, Inc.: 443-480.
- Pfiester, L.A. (1989). Dinoflagellate sexuality. Int. Rev. Cytol. 114: 249-272.
- Pfiester, L.A. & Skvarla, J.J. (1979). Heterothallism and thecal development in the sexual life history of *Peridinium volzii* (Dinophyceae). Phycologia 18: 13-18.
- Pfiester, L.A. & Lynch, R.A. (1980). Amoeboid stages and sexual reproduction of *Cystodinium bataviense* and its similarity to *Dinococcus* (Dinophyceae). Phycologia 19: 178-183.
- Pfiester, L.A. & Anderson, D.M. (1987). Dinoflagellate reproduction. In, The Biology of Dinoflagellates, Hrsg. F.J.R. Taylor. Blackwell Scientific Publications, Ltd., Oxford: 611-648.
- Pfiester, L.A., Timpano, P., Skvarla, J.J. & Holt, J.R. (1984). Sexual reproduction and meio-

- sis in *Peridinium inconspicuum* Lemmermann (Dinophyceae). Amer. J. Bot. 71: 1121-1127.
- Popovský, J. & Pfister, L.A. (1990). Dinophyceae (Dinoflagellida). In, Süßwasserflora von Mitteleuropa, Band 6, Hrsg. H. Ettl, J. Gerloff, H. Heynig & D. Mollenhauer. Fischer, Jena: 272pp.
- Posney, J. (1987). Ökologische Untersuchungen am Plankton und zur Hydrochemie der inneren Meldorfer Bucht. Diplom Thesis, Univ. Hamburg: 133pp.
- Prego, R. (1992). Flows and budgets of nutrient salts and organic carbon in relation to a red tide in the Ria of Vigo (NW Spain). Mar. Ecol. Prog. Ser. 79: 289-302.
- Proctor, V.W. (1966). Dispersal of desmids by waterbirds. Phycologia 5: 227-232.
- Qi, Y. (1992). Problems caused by harmful algal blooms in China. Intergovernmental Oceanographic Commission, Workshop Report No. 94: 22-24.
- Rees, A.J.J. & Hallegraeff, G.M. (1991). Ultrastructure of the toxic, chain-forming dinoflagellate *Gymnodinium catenatum* (Dinophyceae). Phycologia 30: 90-105.
- Reguera, B., Campos, M.J., Fraga, S., Marino, J. & Bravo, I. (1991). The monitoring of harmful algal blooms in Galicia (NW Spain). In, Proceedings of Symposium on Marine Biotoxins, Paris 1991, Hrsg. J.M. Fremy. Editions France Centre National d'Etudes Veterinaires et Alimentaires, Maisons-Alfort: 217-223.
- Reid, P.C. (1972). Dinoflagellate cyst distribution around the British Isles. J. mar. biol. Ass. U.K. 52: 939-944.
- Reid, P.C. (1974). Gonyaulacacean dinoflagellate cysts from the British Isles. Nova Hedwigia 25: 579-637.
- Reid, P.C. (1975). A regional sub-division of dinoflagellate cysts around the British Isles. New Phytol. 75: 589-603.
- Reid, P.C. (1977). Peridiniacean and Glenodiniacean dinoflagellate cysts from the British Isles. Nova Hedwigia 29: 429-463.
- Reid, P.C. (1978). Dinoflagellate cysts in the plankton. New Phytol. 80: 219-229.
- Reid, P.C. (1987). Mass encystment of a planktonic oligotrich ciliate. Mar. Biol. 95: 221-230.
- Reid, P.C. & Harland, R. (1977). Studies of Quaternary dinoflagellate cysts from the North Atlantic. In, Contributions of Stratigraphic Palynology, Vol. 1, Cenozoic Palynology, Hrsg. W.C. Elsik. Amer. Assoc. Stratigraphic Palynologists, Contr. Ser. 5A: 147-169.
- Reid, P.C. & John, A.W.G. (1978). Tintinnid cysts. J. mar. biol. Ass. U.K. 58: 551-557.
- Reid, P.C. & Boalch, G.T. (1987). A new method for the identification of dinoflagellate cysts. J. Plankton Res. 9: 249-253.
- Reid, P.C., Lancelot, C., Gieskes, W.W.C., Hagmeier, E. & Weichert, G. (1990). Phytoplankton of the North Sea and its dynamics: a review. Neth. J. Sea Res. 26: 295-331.
- Remane, A. (1940). Einführung in die zoologische Ökologie der Nord- und Ostsee. In, Die Tierwelt der Nord- und Ostsee, Band I, Teil Ia, Hrsg. G. Grimpe & E. Wagler. Akademische Verlagsgesellschaft, Leipzig: 1-238.
- Rincé, Y. & Paulmier, G. (1986). Données nouvelles sur la distribution de la diatomée marine *Coscinodiscus wailesii* Gran & Angst (Bacillariophyceae). Phycologia 25: 73-79.
- Rosignol, M. (1964). Hystrichospheres du Quaternaire en Mediterranee orientale, dans les sediments Pleistocenes et les boues marines actuelles. Rev. Micropaleontol. 7: 83-99.
- Russell, F.S. (1935). On the value of certain plankton animals as indicators of water movements in the English Channel and North Sea. J. mar. biol. Ass. U.K. 20: 309-331.
- Sako, Y., Ishida, Y., Kadota, H. & Hata, Y. (1984). Sexual reproduction and cyst formation

- in the freshwater dinoflagellate *Peridinium cunningtonii*. Bull. Japan. Soc. Sci. Fish. 50: 743-750.
- Sako, Y., Ishida, Y., Nishijima, T. & Hata, Y. (1987). Sexual reproduction and cyst formation in the freshwater dinoflagellate *Peridinium penardii*. Bull. Japan. Soc. Sci. Fish. 53: 473-478.
- Sandgren, C.D. & Flanagan, J. (1986). Heterothallic sexuality and density dependent encystment in the Chrysophycean alga *Synura petersenii* Korsh. J. Phycol. 22: 206-216.
- Sarjeant, W.A.S. (1982). Dinoflagellate cyst terminology: a discussion and proposals. Can. J. Bot. 60: 922-945.
- Sarjeant, W.A.S., Lacalli, T. & Gaines, G. (1987). The cysts and skeletal elements of dinoflagellates: speculations on the ecological causes for their morphology and development. Micropaleontology 33: 1-36.
- Sarma, Y.S.R.K. & Shyam, R. (1974). On the morphology, reproduction and cytology of two new freshwater dinoflagellates from India. Br. Phycol. J. 9: 21-29.
- Schaumann, K., Gerdes, D. & Hesse, K.-J. (1988). Hydrographic and biological characteristics of a *Noctiluca scintillans* red tide in the German Bight, 1984. Meeresforsch. 32: 77-91.
- Schiller, J. (1937). Dinoflagellatae (Peridineae). In, Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz, Hrsg. R. Kolkwitz. 2. Aufl., 10 (III) Teil 2, Akadem. Verlagsges. Leipzig: 590pp.
- Schilling, A.J. (1891). Kleiner Beitrag zur Technik der Flagellatenforschung. Z. Wiss. Mikroskop. 8: 314.
- Schmitter, R.E. (1979). Temporary cysts of *Gonyaulax excavata*: effects of temperature and light. In, Toxic Dinoflagellate Blooms, Hrsg. D.L. Taylor & H.H. Seliger. Elsevier, Amsterdam: 123-126.
- Sehgal, A., Price, J.L., Man, B. & Young, M.W. (1994). Loss of circadian behavioral rhythms and per RNA oscillations in the *Drosophila* mutant timeless. Science 263: 1603-1606.
- Shumway, S.E. (1989). A review of the effects of algal blooms on shellfish and aquaculture. ICES C.M. 1989/E:25 Mariculture Committee: 52pp.
- Skuja, H. (1948). Taxonomie des Phytoplanktons einiger Seen in Uppland, Schweden. Symbolae Botanicae Upsalienses 9(3): 1-399.
- Skuja, H. (1964). Grundzüge der Algenflora und Algenvegetation der Fjeldgegenden um Abisko in Schwedisch-Lappland. Nova Acta Regiae Societatis Scientiarum Upsaliensis 18(3): 1-465.
- Smayda, T.J. (1990). Novel and nuisance phytoplankton blooms in the sea: evidence for a global epidemic. In, Toxic Marine Phytoplankton, Hrsg. E. Granéli, B. Sundström, L. Edler & D.M. Anderson. Elsevier, Amsterdam: 29-40.
- Smetacek, V.S. (1975). Die Sukzession des Phytoplanktons in der westlichen Kieler Bucht. Dissertation, Univ. Kiel: 151pp.
- Smetacek, V.S. (1985). Role of sinking in diatom life-history cycles: ecological, evolutionary and geological significance. Mar. Biol. 84: 239-251.
- Smetacek, V.S., Bodungen, B. v., Bröckel, K. v., Knoppers, B., Peinert, R., Pollehne, F., Stegmann, P. & Zeitzschel, B. (1982). Phytoplankton primary production and species secession in relation to the environment in Kiel Bight. ICES C.M. 1982/no. 23: 42pp.
- Smetacek, V.S., Bodungen, B. v., Knoppers, B., Peinert, R., Pollehne, F., Stegmann, P. & Zeitzschel, B. (1984). Seasonal stages characterizing the annual cycle of an inshore

- pelagic system. Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer 183: 117-140
- Sommer, M. (1990). Ruhephasen des Phytoplanktons der Kieler Bucht als Lebenszyklen: Vorkommen, räumliche Verbreitung und Bedeutung für Küstenökosysteme. Diss. Univ. Kiel: 260pp.
- Sousa, I., Alvito, P., Franca, S., Sampayo, M.A. de M., Martinez, A.G. & Rodriguez-Vasquez, J.A. (1993). Data on paralytic shellfish toxin analysis related with recent occurrences of *Gymnodinium catenatum* in the coast of Portugal. In, Abstracts and Posters Classification, 6th Int. Conf. Toxic Marine Phytoplankton, Nantes 1993: 191.
- Southward, A.J. (1961). The distribution of some plankton animals in the English Channel and western approaches. I. Samples taken with stramin nets in 1955 and 1957. J. mar. biol. Ass. U.K. 41: 17-35.
- Spero, H.J. & Morée, M.D. (1981). Phagotrophic feeding and its importance to the life cycle of the holozoic dinoflagellate, *Gymnodinium fungiforme*. J. Phycol. 17: 43-51.
- Starr, R.C. (1978). The culture collection of algae at the University of Texas at Austin. J. Phycol. 14: 47-100.
- Steidinger, K.A. (1975). Basic factors influencing red tides. In, Proc. First Intern. Conf. Toxic Dinoflagellate Blooms, Hrsg. V.R. LoCicero. Mass. Sci. Technol. Found.: 153-162.
- Steidinger, K.A. (1993). Some taxonomic and biologic aspects of toxic dinoflagellates. In, Algal Toxins in Seafood and Drinking Water, Hrsg. I.R. Falconer. Academic Press, London: 1-28.
- Stein, F. (1883). Der Organismus der Infusionstiere. 3,2: Der Organismus der arthrodelen Flagellaten. Engelmann, Leipzig: 30pp.
- Stosch, H.A. v. (1965). Sexualität bei *Ceratium cornutum* (Dinophyta). Naturwissenschaften 52: 112-113.
- Stosch, H.A. v. (1969 a). Dinoflagellaten aus der Nordsee I. Über *Cachonina niei* Loeblich (1968), *Gonyaulax grindleyi* Reinecke (1967) und eine Methode zur Darstellung von Peridineenpanzern. Helgoländer wiss. Meeresunters. 19: 558-568.
- Stosch, H.A. v. (1969 b). Dinoflagellaten aus der Nordsee II. *Helgolandinium subglobosum* gen. et spec. nov. Helgol. wiss. Meeresunters. 19: 569-577.
- Stosch, H.A. v. (1972). La signification cytologique de la "cyclose nucléaire" dans le cycle de vie des Dinoflagellés. Bull. Soc. Bot. Fr., Mem 53: 201-212.
- Stosch, H.A. v. (1973). Observations on vegetative reproduction and sexual life cycles of two freshwater dinoflagellates, *Gymnodinium pseudopalustre* Schiller and *Woloszynskia apiculata* sp. nov. Br. phycol. J. 8: 105-134.
- Sukhanova, I.N., Flint, M.V., Hibaum, G., Karamfilov, V., Kopylov, A.I., Matveeva, E., Rat'kova, T.N. & Sazhin, A.F. (1988). *Exuviaella cordata* red tide in Bulgarian coastal waters (May to June 1986). Mar. Biol. 99: 1-8.
- Taylor, F.J.R. (1980). On dinoflagellate evolution. BioSystems 13: 65-108.
- Taylor, F.J.R. & Gaines, G. (1989). Dinoflagellate cyst morphology: an analysis based on laboratory observations of encystment. In, Red Tides: Biology, Environmental Science, and Toxicology, Hrsg. T. Okaichi, D.M. Anderson & T. Nemoto. Elsevier, Amsterdam: 295-296.
- Thayer, P.E., Hurst, J.W., Lewis, C.M., Selvin, R. & Yentsch, C.M. (1983). Distribution of resting cysts of *Gonyaulax tamarens* var. *excavata* and shellfish toxicity. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 40: 1308-1314.
- Thiel, H., Claussen, U. & Deventer, B. (1989). Hydrobiologische Untersuchungen am



- "Kronenloch" (Salzwasserbiotop / Helmsander Koog) im Speicherkoog Dithmarschen. Abschlußbericht des Forschungsvorhaben "Salzwasserbiotop Helmsander Koog" für das Landesamt für Naturschutz und Landschaftspflege S.-H.: 316pp.
- Thompson, R.H. (1950). A new genus and new records of fresh-water Pyrrophyta in the Desmokiaceae and Dinophyceae. *Lloydia* 13: 277-299.
- Tokioka, T. (1950). Droplets from the plankton net. V. New names for egg capsules of Littorinid Gastropods. *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.* 1: 151-152.
- Turpin, D.H., Dobell, P.E.R. & Taylor, F.J.R. (1978). Sexuality and cyst formation in pacific strains of the toxic dinoflagellate *Gonyaulax tamarensis*. *J. Phycol.* 14: 235-238.
- Tuttle, R.C. & Loeblich III, A.R. (1975). Sexual reproduction and segregation analysis in the dinoflagellate *Cryptocodinium cohnii*. *J. Phycol.* 11 (Suppl.): 15.
- Tyler, M.A., Coats, D.W. & Anderson, D.M. (1982). Encystment in a dynamic environment: deposition of dinoflagellate cysts by a frontal convergence. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 7: 163-178.
- Utermöhl, H. (1958). Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton Methodik. *Mitt. internat. Verein. theor. angew. Limnol.* 9: 1-38.
- Vosshall, L.B., Price, J.L., Sehgal, A., Saez, L. & Young, M.W. (1994). Block in nuclear localization of period protein by a second clock mutation, timeless. *Science* 263: 1606-1609.
- Walker, L.M. (1982). Evidence for a sexual cycle in the Florida red tide dinoflagellate, *Ptychodiscus brevis* (= *Gymnodinium breve*). *Trans. Am. Microsc. Soc.* 101: 287-293.
- Walker, L.M. (1984). Life histories, dispersal, and survival in marine, planktonic dinoflagellates. In: *Marine plankton life cycle strategies*, Hrsg. K.A. Steidinger & L.M. Walker. CRC Press, Inc.: 19-34.
- Walker, L.M. & Steidinger, K.A. (1979). Sexual reproduction in the toxic dinoflagellate *Gonyaulax monilata*. *J. Phycol.* 15: 312-315.
- Wall, D. (1965). Modern hystrichospheres and dinoflagellate cysts from the Woods Hole region. *Grana Palynol.* 6: 297-314.
- Wall, D. (1971). Biological problems concerning fossilizable dinoflagellates. *Geosci. Man* 3: 1-15.
- Wall, D. & Dale, B. (1966). "Living fossils" in western Atlantic plankton. *Nature (Lond.)* 211: 1025-1026.
- Wall, D. & Dale, B. (1967). The resting cysts of modern marine dinoflagellates and their palaeontological significance. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 2: 349-354.
- Wall, D. & Dale, B. (1968 a). Modern dinoflagellate cysts and evolution of the Peridinales. *Micropaleontology* 14: 265-304.
- Wall, D. & Dale, B. (1968 b). Quaternary calcareous dinoflagellates (Calciodinellidae) and their natural affinities. *J. Paleontol.* 42: 1395-1408.
- Wall, D. & Dale, B. (1969). The "hystrichosphaerid" resting spore of the dinoflagellate *Pyrodinium bahamense*, Plate 1906. *J. Phycol.* 5: 140-149.
- Wall, D. & Dale, B. (1970). Living hystrichosphaerid dinoflagellate spores from Bermuda and Puerto Rico. *Micropaleontology* 16: 47-58.
- Wall, D. & Dale, B. (1971). A reconsideration of living and fossil *Pyrophacus* Stein, 1883 (Dinophyceae). *J. Phycol.* 7: 221-235.
- Wall, D. & Dale, B. (1973). Paleosalinity relationships of dinoflagellates in the late Quaternary of the Black Sea - a summary. *Geoscience and Man* 7: 95-102.
- Wall, D. & Evitt, W.R. (1975). A comparison of the modern genus *Ceratium* Schrank, 1793,

- with certain Cretaceous marine dinoflagellates. *Micropaleontology* 21: 14-44.
- Wall, D., Guillard, R.R.L. & Dale, B. (1967). Marine dinoflagellate cultures from resting spores. *Phycologia* 6: 83-86.
- Wall, D., Guillard, R.R.L., Dale, B. & Swift, E. (1970). Calcitic resting cysts in *Peridinium trochoideum* (Stein) Lemmermann, an autotrophic marine dinoflagellate. *Phycologia* 9: 151-156.
- Wall, D., Dale, B. & Harada, K. (1973). Descriptions of new fossil dinoflagellates from the Late Quaternary of the Black Sea. *Micropaleontology* 19: 18-31.
- Wall, D., Dale, B., Lohmann, G.P. & Smith, W.K. (1977). The environmental and climatic distribution of dinoflagellate cysts in modern marine sediments from regions in the North and South Atlantic Oceans and adjacent seas. *Mar. Micropaleontol.* 2: 121-200.
- Watanabe, M.M., Watanabe, M. & Fukuyo, Y. (1982). Encystment and excystment of red tide flagellates. I. Induction of encystment of *Scrippsiella trochoidea*. *Res. Rep. Natl. Inst. Environ. Stud.* 30: 27-42.
- Wedemayer, G.J., Wilcox, L.W. & L.E. Graham (1982). *Amphidinium cryophilum* sp. nov. (Dinophyceae) a new freshwater dinoflagellate. I. Species description using light and scanning electron microscopy. *J. Phycol.* 18: 13-17.
- White, A.W. (1978). Salinity effects on growth and toxin content of *Gonyaulax excavata*, a marine dinoflagellate causing paralytic shellfish poisoning. *J. Phycol.* 14: 475-479.
- White, A.W. & Lewis, M. (1982). Resting cysts of the toxic red tide dinoflagellate *Gonyaulax excavata* in Bay of Fundy sediments. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 39: 1185-1194.
- Willen, T., Kononen, K. & Horstmann, U. (1990). Phytoplankton biomass and species composition. *Baltic Sea Environment Proceedings* 35B: 167-181.
- Williams, G.L., Sarjeant, W.A.S. & Kidson, E.J. (1978). A glossary of the terminology applied to dinoflagellate amphiesmae and cysts and acritarchs. *American Association of Stratigraphic Palynologists, Contribution Series No. 2A*: 121pp.
- Winfrey, A.T. (1986). *The Timing of Biological Clocks*. Scientific American Books, New York: 199pp.
- Wolozynska, J. (1917). Neue Peridineen-Arten, nebst Bemerkungen über den Bau der Hülle bei *Gymno-* und *Glenodinium*. *Bull. Acad. Sci. Cracovie (B)* 1917: 114-122.
- Wyatt, T. (1992). *Gymnodinium catenatum* in Europe. *Harmful Algae News, UNESCO IOC NewsL* 2: 4-5.
- Yentsch, C.M. & Mague, F.C. (1979). Motile cells and cysts: two probable mechanisms of intoxication of shellfish in New England waters. In, *Toxic Dinoflagellate Blooms*, Hrsg. D.L. Taylor & H.H. Seliger. Elsevier, Amsterdam: 127-130.
- Yentsch, C.M., Dale, B. & Hurst, J.W. (1978). Coexistence of toxic and nontoxic dinoflagellates resembling *Gonyaulax tamarensis* in New England coastal waters (NW Atlantic). *J. Phycol.* 14: 330-332.
- Yentsch, C.M., Lewis, C.M. & Yentsch, C.S. (1980). Biological resting in the dinoflagellate *Gonyaulax excavata*. *BioScience* 30: 251-254.
- Yoshimatsu, S. (1981). Sexual reproduction of *Protogonyaulax catenella* in culture. I. Heterothallism. *Bull. Plankton Soc. Japan* 28: 131-139.
- Zederbauer, E. (1904). Geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung von *Ceratium hirundinella*. *Ber. deutsch. Bot. Ges.* 22: 1-8.
- Zingmark, R.G. (1970). Sexual reproduction in the dinoflagellate *Noctiluca miliaris* Suriray. *J. Phycol.* 6: 122-126.

## Appendix 1. Identification key for recent marine dinoflagellate resting cysts

Identification key to well known recent marine dinoflagellate resting cysts based on cyst wall colour (brown or not brown) and cyst shape. For not mentioned species in Table 2-7 no sufficient descriptions are available. For such species which were found in German coastal sediments page references to detailed cyst descriptions in Appendix 2 are given. All sizes of (ø) diameter, (l) length or (-) width are exclusive spines (spi) or processes (pro). [ ] = observation of cyst forming has not yet been verified.

### I brownish cyst wall

#### **A spherical**

##### **a without ornaments; different in archeopyle type (at)**

ø 49-55 µm, at slit	<i>Diplopsalis lenticula</i>	p. 203
ø 26-46 µm, at slit	<i>Diplopsalopsis latipeltata</i>	
ø 22-31 µm, at slit	<i>Oblea rotunda</i>	p. 208
ø 40-55 µm, at curved hexagonal	<i>Protoperidinium avellana</i>	p. 213
ø 35-40 µm, at trapezoidal	<i>Protoperidinium conicoides</i>	p. 216
ø 40-45 µm, at hexagonal	<i>Protoperidinium denticulatum</i>	p. 218
ø 50-65 µm, at curved hexagonal	<i>Protoperidinium punctulatum</i>	p. 224
ø 50-55 µm, at hexagonal	<i>Protoperidinium thorianum</i>	
ø 60-62 µm, at slit	<i>Protoperidinium thulesense</i>	

##### **b finely reticulate surface**

ø 30-55 µm	<i>Gymnodinium catenatum</i>	p. 208
------------	------------------------------	--------

##### **c micro granular surface, sometimes with mucilaginous material**

ø 46-62 µm	<i>Diplopsalopsis orbicularis</i>	
------------	-----------------------------------	--

##### **d coarsely granular surface**

ø 42-44 µm	<i>Diplopsalis lebourae</i>	
------------	-----------------------------	--

##### **e coarsely granular surface with irregular outer membran folds**

[ø 30-35 µm	<i>Protoperidinium americanum</i> ]	p. 230
-------------	-------------------------------------	--------

##### **f acuminate spines striated proximally**

ø 42-60, spi 5-12 µm	<i>Pheopolykrikos hartmannii</i>	p. 209
----------------------	----------------------------------	--------

##### **g acuminate spines slightly curved**

ø 27-45, spi 6-8 µm	<i>Diplopelta parva</i>	
---------------------	-------------------------	--

##### **h short hollow processes and/or slender, curved spines**

ø 22-43, pro 4-9 µm	<i>Protoperidinium minutum</i>	p. 221
---------------------	--------------------------------	--------

##### **i hair-like processes**

ø 36-50, pro 1-4 µm	<i>Diplopelta symmetrica</i>	p. 203
---------------------	------------------------------	--------

#### **B spherical to ovoidal**

##### **a without ornaments**

ø 54 µm	<i>Gotoius abei</i>	
ø 68-74 µm	<i>Protoperidinium pentagonum</i>	p. 224

b micogranular with thick sutural septa			
ø 40-55 µm	<i>Alexandrium pseudogonyaulax</i>	p. 201	
<b>C ovoidal</b>			
a relatively long spines			
l 31, ~ 31, spi ≤10 µm	<i>Protopteridinium nudum</i>		
<b>D strongly flattened in a polar direction</b>			
a without ornaments, often enclosed within the theca			
ø 50-52 µm	<i>Protopteridinium excentricum</i>	p. 219	
<b>E lenticular</b>			
a microgranulate surface, often enclosed within the theca			
ø 34-60 µm	<i>Zygabikodinium lenticulatum</i>	p. 227	
<b>F ellipsoidal</b>			
a coarsely reticulate ornaments on surface			
l 60-120, ~ 40-70, pro ≤26 µm	<i>Polykrikos schwartzii</i>	p. 211	
b shelf-like or hollow processes			
l 50-75, ~ 36-50, pro ≤18 µm	<i>Polykrikos kofoidii</i>	p. 210	
<b>G pentagonal</b>			
a without ornaments			
l 36-50, ~ 46-60 µm	<i>Protopteridinium subinerme</i>	p. 225	
b heart-shaped, numerous short pointed spines			
l 44-76, ~ 44-76, spi 2-4 µm	<i>Protopteridinium claudicans</i>	p. 214	
c kidney-shaped, rows of long acuminate spines			
l 32-52, ~ 38-58, spi ≤15 µm	<i>Protopteridinium conicum</i>	p. 216	
<b>H pentagonal with one apical and two antapical horns</b>			
a without ornaments			
l 78, ~ 75 µm	<i>Protopteridinium brochii</i>		
l 65-100, ~ 56-85 µm	<i>Protopteridinium lattissimum</i>		
l 52-85, ~ 51-86 µm	<i>Protopteridinium leonis</i>	p. 220	
l 55-74, ~ 55-72 µm	<i>Protopteridinium oblongum</i>	p. 221	
l 75-80, ~ 82-88 µm	<i>Protopteridinium pentagonum</i>	p. 224	
b small irregular spines			
l 34-44, ~ 36-42, spi ≤2 µm	<i>Protopteridinium divergens</i>	p. 219	
c hollow processes distally closed			
l 30-39, ~ 30-35, pro ≤17 µm	<i>Protopteridinium divaricatum</i>	p. 218	
d long spines developed on each corner			
l 25-42, ~ 25-42, spi ≤20 µm	<i>Protopteridinium compressum</i>	p. 215	

## II not brownish cyst wall

### **A spherical**

a without ornaments, sometimes with mucilaginous material

ø 30-38 µm

*Alexandrium affine*

o 40 µm	<i>Alexandrium leei</i>	
o 15 µm	<i>Amphidinium carterae</i>	
o 19 µm	<i>Katodinium fungiforme</i>	
o 70 µm	<i>Prorocentrum lima</i>	
<b>b without ornaments and discoidal from side</b>		
o 40-45 µm	<i>Alexandrium lusitanicum</i>	
o 21-28 µm	<i>Alexandrium minutum</i>	p. 201
<b>c calcareous closely packed upright needles</b>		
o 25-33 µm	<i>Scrippsiella rotunda</i>	
<b>d calcareous muri and/or verrucate structure</b>		
o 43-54 µm	<i>Enciculifera carinata</i>	
<b>e short or long slender capitate spines</b>		
o 25-44, spi 1-20 µm	<i>Protoceratium reticulatum</i>	p. 212
<b>f long flexous and acuminate, evexate to bulbous spines</b>		
o 35-50, spi 3-17 µm	<i>Gonyaulax polyedra</i>	p. 204
<b>B spherical to ovoidal</b>		
<b>a without ornaments, sometimes with mucilaginous material</b>		
o 80-90 µm	<i>Coolia monotis</i>	
o 46 µm	<i>Gyrodinium uncatenum</i>	
o 25-32 µm	<i>Pentapharsodinium tyrrhenicum</i>	
o 48 µm	<i>Pyrophacus horologium</i>	
<b>b spines with single or complex tips</b>		
o 20-32, spi 2-10 µm	<i>Peridinium dalei</i>	p. 209
<b>c coarsely granulate surface with cylindrical to tubiforme spines</b>		
o 38, spi ≤ 10 µm	<i>Pyrodinium bahamense</i> var. <i>bahamense</i>	
o 50-70, spi ≤ 18 µm	<i>Pyrodinium bahamense</i> var. <i>compressum</i>	
<b>d processes short and long in diameter, bulbouse and/or barrel-shaped</b>		
o 60, pro 10 µm	<i>Pyrophacus steinii</i> var. <i>steinii</i>	
o 60, pro 10 µm	<i>Pyrophacus steinii</i> var. <i>vancampoe</i>	
<b>e small calcareous protrusions</b>		
o 29-34, pro ≤ 3 µm	<i>Scrippsiella minima</i>	
<b>f calcareous acuminate to conical spines</b>		
! 25-48, ~ 25-44, spi ≤ 10 µm	<i>Scrippsiella trochoidea</i>	p. 226
<b>g calcareous simple to capitate spines</b>		
o 15-25, spi 3-7 µm	<i>Scrippsiella precaria</i>	
<b>C spherical or ovoidal or ellipsoidal</b>		
<b>a parasutural furcate processes sometimes connected with ectophragm</b>		
! 35-60, ~ 30-58, pro ≤ 30 µm	<i>Gonyaulax spinifera</i> complex	p. 206
<b>D ovoidal</b>		
<b>a without ornaments, sometimes with mucilaginous material</b>		
o 30 µm	<i>Alexandrium monilatum</i>	
! 30-38, ~ 25-30 µm	<i>Gonyaulax verior</i>	p. 229

<b>b calcareous bricks</b>			
‡ 50-68, ~ 36-48 µm	<i>Scrippsiella crystallina</i>		
‡ 25-30, ~ 21-25 µm	<i>Scrippsiella patagonica</i>		p. 229
<b>c calcareous flattened plates</b>			
‡ 34-47, ~ 17-35 µm	<i>Scrippsiella lachrymosa</i>		p. 225
<b>d calcareous trifurcate spines</b>			
‡ 28-37, ~ 22-30, spi ≤ 8 µm	<i>Scrippsiella trifida</i>		p. 226
<b>e numerous sutural processes which end in bifid tips</b>			
‡ 38-52, ~ 34-44, pro ≤ 18 µm	<i>Gonyaulax digitalis</i>		p. 203
<b>f simple long processes which are trifurcate with distinct bifid tips</b>			
‡ 26-42, ~ 22-39, pro ≤ 16 µm	<i>Gonyaulax scrippsae</i>		p. 205
<b>E ovoidal to ellipsoidal</b>			
<b>a without ornaments, sometimes with mucilaginous material</b>			
‡ 29-50, ~ 20-27 µm	<i>Gyrodinium instriatum</i>		
<b>F ellipsoidal</b>			
<b>a without ornaments, sometimes with mucilaginous material</b>			
‡ 38-56, ~ 23-32 µm	<i>Alexandrium catenella</i>		
‡ 30-46, ~ 25-30 µm	<i>Alexandrium cohorticula</i>		
‡ 46-62, ~ 29-39 µm	<i>Alexandrium excavatum</i>		p. 201
‡ 36-56, ~ 25-40 µm	<i>Alexandrium tamarense</i>		p. 202
<b>b two subparallel, equatorial carinae</b>			
‡ 39, ~ 51 µm	<i>Scrippsiella mexicana</i>		
<b>G ellipsoidal to polygonal</b>			
<b>a without ornaments, sometimes with mucilaginous material</b>			
‡ 40, ~ 30 µm	<i>Alexandrium hiranoi</i>		
<b>H pentagonal</b>			
<b>a calcareous verrucate structure</b>			
‡ 58, ~ 52 µm	<i>Scrippsiella sweenyae</i>		
<b>I pentagonal with one apical and two antapical horns</b>			
<b>a short rigid, capitate processes</b>			
‡ 56-100, ~ 50-84, pro ≤ 7 µm	<i>Protoperidinium pentagonum</i>		p. 223

## Appendix 2. Die Dinoflagellaten-Dauercystenflora der deutschen Küstengewässer

### Taxonomie

Dinoflagellaten werden von Biologen und Paläontologen bisher nach verschiedenen Gesichtspunkten taxonomisch geordnet. Da sich jedoch die meisten der rezenten Dinoflagellaten-Dauercysten problemlos vegetativen Zellen zuordnen lassen, wird im nachfolgenden deren Klassifikationsschema in alphabetischer Reihenfolge übernommen. Soweit verfügbar, werden jedoch auch die paläontologischen Artbezeichnungen mit aufgeführt.

Cysten-Morphologie ist zur Differenzierung niedriger taxonomischer Kategorien (Art bis Tribus) auf morphologischer Grundlage bei den cystenbildenden Taxa jedoch oft besser geeignet als deren Theka-Morphologie (Below 1987). Verglichen mit vielen Cysten ist das Theka-Amphiesma merkmalsarm und offenbar interspezifisch nicht immer morphologisch erkennbar differenziert (vgl. Kap. 8.1). Cysten können also dort zu einer verfeinerten Gliederung des taxonomischen Systems beitragen, wo uniforme Theka-Morphologie nur grobe Auflösung erlaubt.

Cystenbildung konnte bisher bei ca. 77 marinen Arten (vgl. Tab. 2-7) und ca. 29 Arten aus dem Süßwasser (vgl. Tab. 2-8) der ungefähr 2000 rezenten Dinoflagellaten-Arten nachgewiesen werden. Einige Dinoflagellaten-Arten können dabei verschiedene Cysten-Morphotypen ausbilden (z.B. *Gonyaulax spinifera*). Insgesamt sind in rezenten Sedimenten bisher ca. 170 verschiedene Dauercysten beobachtet worden (Dale 1983), so daß noch mit einer Vielzahl an neuen Cysten-Theken-Beziehungen zu rechnen ist.

### Dinoflagellaten-Dauercysten

Stamm Pyrrhophyta Pascher 1914

Klasse Dinophyceae Fritsch 1929

Alle Größenangaben des Durchmessers ( $\phi$ ), der Länge (l) oder der Breite ( $\sim$ ) sind exklusive der Stachel- oder Fortsatzlänge und beziehen sich auf die aus rezenten Sedimenten deutscher Küstengewässer isolierten Individuen. Zusätzlich werden alle verfügbaren, relevanten Cystenbeschreibungen bzw. Abbildungen aufgeführt.

nec = in zitiertem Aufsatz offensichtlich falsch klassifizierte Art

[ ] = in zitiertem Aufsatz unsichere Klassifizierung

***Alexandrium cf. excavatum* (Braarud) Balech & Tangen**

Fig. 4-1A

Braarud (1945): [*Gonyaulax tamarensis* var. *excavata*, S. 12; Taf. 3, Fig. n,o]Dale (1977 a): *Gonyaulax excavata*, S. 30; Fig. 1A-CDale (1979): *Gonyaulax excavata*, Fig. 2.1-5Anderson & Wall (1978): *Gonyaulax excavata*, Fig. 22-26Yentsch et al. (1980): *Gonyaulax excavata*, Fig. 4Blanco et al. (1985): [*Gonyaulax excavata* or *G. tamarensis*, Fig. 3]Bolch & Hallegraeff (1990): [*Alexandrium cf. excavatum*, S. 177; Fig. 10a,b]Nehring (1993 c): *Alexandrium cf. excavatum*, Fig. 5B

Beschreibung: l: 55-62 µm; -: 30-38 µm

Länglich-ovale Cyste mit leicht nierenförmigen Aussehen. Die farblose Wand ist oft mit einem Schleimfilm, an dem Sedimentpartikel haften können, umgeben. Im Protoplasma ist ein großer orange-roter Akkumulationskörper vorhanden. Die Archäopyle ist ein kleiner Riß, der nur schwer zu erkennen ist.

Bemerkungen: Diese Art ist durch ihr nierenförmiges Aussehen von *A. tamarensis*-Cysten abzugrenzen. Z.Z. ist jedoch nicht geklärt, ob vegetative Zellen von *A. excavatum* und *A. tamarensis* als eine Art zu klassifizieren sind (Balech 1985).

Vorkommen: Deutsche Bucht, Kieler Bucht

***Alexandrium minutum* Halim**

Fig. 7-1A,B

Bolch et al. (1991): *Alexandrium minutum*, S. 218; Fig. 1-3,8,9Erard-Le Denn et al. (1993): *Alexandrium minutum*, S. 110; Fig. 2

Beschreibung: ø 21-28 µm

In apikaler Ansicht rund (21-25 µm im Durchmesser) hingegen in lateraler Ansicht reniform (22 x 28 µm). Die helle Cystenwand ist meistens mit einem leichten Schleimfilm, an dem Sedimentpartikel haften können, überzogen. Im Protoplasma ist ein großer orange-roter Akkumulationskörper vorhanden.

Bemerkungen: Die Cyste von *A. minutum* unterscheidet sich von anderen hellwandigen Cysten durch ihr reniformes Aussehen (Bolch et al. 1991). Bisher ist dieser Cystentyp in Europa nur von rezenten Sedimenten aus Nord-Frankreich bekannt (Erard-Le Denn et al. 1993).

Vorkommen: Kieler Bucht

***Alexandrium pseudogonyaulax* (Biecheler) Balech**

Fig. 4-1B

Montresor et al. (1993): *Alexandrium pseudogonyaulax*, S. 160-162; Fig. 1-3



**Beschreibung:** ø: 40-55 µm

Runde Cyste mit hellbrauner Wand. Dünner Schleimfilm kann vorhanden sein. Im Protoplasma ist ein oranger Akkumulationskörper erkennbar. Die Cystenoberfläche besitzt eine ausgeprägte Paratabulation, die aus dicken Suturalsepten besteht. Montresor et al. (1993) beschreibt drei verschiedene Archäopyletypen: Als Archäopyle kann entweder die 1 Cingularparaplatte, die 3'' Präcingularparaplatte oder ein T-förmiger Riß zwischen der 4 und 5 Cingularparaplatte und der 4'' Präcingularparaplatte fungieren.

**Bemerkungen:** Bisher ist nur für *A. pseudogonyaulax* diese Form der Oberflächenparatabulation nachgewiesen.

**Vorkommen:** Deutsche Bucht

***Alexandrium cf. tamarense* (Lebour) Balech**

Fig. 4-1C

- Anderson & Wall (1978): *Gonyaulax tamarensis*, Fig. 27-35  
 Turpin et al. (1978): *Gonyaulax tamarensis*, Fig. 2-6,9  
 Anderson (1980): *Gonyaulax tamarensis*, Fig. 1.5-16  
 Fukuyo et al. (1982): *Protogonyaulax tamarensis*, Fig. 2  
 Anderson (1984): *Gonyaulax tamarensis*, Fig. 4,5  
 Anderson et al. (1985): *Gonyaulax tamarensis*, Fig. 1d  
 Blanco et al. (1985): [*Gonyaulax excavata* or *G. tamarensis*, Fig. 3]  
 Fukuyo et al. (1985): *Protogonyaulax tamarensis*, S. 28; Fig. 10  
 Matsuoka (1987 b): *Protogonyaulax tamarensis*, S. 428; Fig. 4-87.1,2  
 Blanco (1989 a): *Alexandrium tamarense*, S. 786,787; Fig. 1,2  
 Doucette et al. (1989): *Alexandrium tamarense*, Fig. 18-23  
 Fritz et al. (1989): *Gonyaulax tamarensis*, S. 97-98; Fig. 1,14-23  
 Bolch & Hallegraeff (1990): *Alexandrium cf. tamarense*, S. 177; Fig. 7  
 Hallegraeff et al. (1990): *Alexandrium tamarense* group, Fig. 7  
 Hallegraeff & Bolch (1991): *Alexandrium tamarense*, Fig. 1  
 Ichikawa et al. (1993): *Alexandrium tamarense*, Fig. 3,6

**Beschreibung:** l: 44-54 µm; -: 36-40 µm

Länglich-ovale Cyste mit heller Cystenwand. Durch einen dünnen Schleimfilm können auf der Oberfläche kleine Sedimentpartikel haften. Im Protoplasma ist ein großer orange-roter Akkumulationskörper vorhanden. Die Archäopyle ist ein kleiner Riß, der nur schwer zu erkennen ist.

**Bemerkungen:** Diese Art ist durch ihr länglich-ovales Aussehen von *A. tamarense*-Cysten abzugrenzen. Z.Z. ist jedoch nicht geklärt, ob vegetative Zellen von *A. excavatum* und *A. tamarense* als eine Art zu klassifizieren sind (Balech 1985).

**Vorkommen:** Deutsche Bucht

*Diplopelta symmetrica* Pavillard

Fig. 7-1C

Dale et al. (1993 b): *Diplopelta symmetrica*, S. 131; Fig. 5-8,16,17

Beschreibung: ø: 36–40 µm; Fortsätze: 1–4 µm

Runde Cyste, die teilweise auch ein leicht eingedelltes Aussehen besitzt. Die Cystenwand ist dunkelbraun und mit einer Vielzahl an dünnen haarähnlichen Fortsätzen übersät. Ein Akkumulationskörper ist nicht vorhanden (Dale et al. 1993 b). Die Archäopyle ist ein Riß (Typ "theropylic" sensu Matsuoka 1985 b).

Bemerkungen: Erst kürzlich von Dale et al. (1993) beschriebene Art aus dem Oslofjord und einer italienischen Lagune, deren Form der Fortsätze bisher für keine weitere Art nachgewiesen wurde.

Vorkommen: Kieler Bucht

*Diplopsalis lenticula* Bergh

Fig. 7-1D

Wall (1971): *Diplopsalis lenticula*, Taf. 2, Fig. 17Wall & Dale (1968 a): *Diplopsalis lenticula*, S. 279; Text-Fig. 7; Taf. 4, Fig 19Matsuoka (1987 b): *Diplopsalis lenticula*, S. 438,439; Fig. 4-98.4Matsuoka (1988): *Diplopsalis lenticula*, S. 105,107; Fig. 3; Taf. 3, Fig. E-K; Taf. 7, Fig. C-E.Lewis (1990): *Diplopsalis lenticula*, S. 343; Fig. 12,16,17

Beschreibung: ø: 50–55 µm

Runde Cyste mit dünnwandiger, hellbrauner Cystenwand. Durch einen ganz dünnen Schleimfilm sind auf der Oberfläche teilweise kleine Sedimentpartikel angeheftet. Die Archäopyle ist ein langer Riß (Typ "theropylic" sensu Matsuoka 1985 b).

Bemerkungen: Durch ihre Größe ist die Cyste von *D. lenticula* von vielen anderen runden, braunen Cysten (u.a. *Protoperidinium* spp.) abgrenzbar. Eine eindeutige Zuordnung ist jedoch nur über Keimungsexperimente zu erlangen.

Vorkommen: Deutsche Bucht, Kieler Bucht

*Gonyaulax digitalis* (Pouchet) Kofoid

Fig. 4-1D

Eviitt & Davidson (1964): *Gonyaulax digitale*, Fig. 2,10,11Rossignol (1964): *Hystrichosphaera bentori*, S. 84,85; Taf. 1, Fig. 3,7,8; Taf. 3, Fig. 2,3; Text-Fig. A-FRossignol (1964): *Hystrichosphaera bentori* var. *truncata*, S. 85; Taf. 1, Fig. 5,6; Taf. 3, Fig. 1Wall (1965): *Hystrichosphaera bentori*, S. 298–300; Fig. 1-5,24–29Eviitt (1967): *Gonyaulax digitalis*, Text-Fig. 10Wall & Dale (1967): *Gonyaulax digitale*, Taf. 1, Fig. BWall & Dale (1968 a): *Gonyaulax digitalis*, S. 269; Taf. 1, Fig. 2,3

- Wall & Dale (1970): *Spiniferites bentori*, S. 51; Taf. 1, Fig. 26,28  
 Wall (1971): *Gonyaulax digitalis*, Taf. 2, Fig. 3  
 Reid (1974): *Spiniferites bentori*, S. 598-600; Taf. 2, Fig. 14-16; Text-Fig. 3  
 Harland (1977): *Spiniferites bentori*, S. 98,99; Taf. 2, Fig. 1-5  
 Morzadec-Kerfourn (1977): *Spiniferites bentori*, S. 159; Taf. 1, Fig. 1,2; Taf. 3, Fig. 1,4  
 Harland (1983): *Spiniferites bentori*, S. 333; Taf. 44, Fig. 3,4  
 Bradford & Wall (1984): *Spiniferites bentori*, Taf. 3, Fig. 1-3,7,10,11  
 Bradford & Wall (1984): [*Spiniferites bentori* subsp. *truncata*, Taf. 3, Fig. 4-6,8,9,12-14; Taf. 6, Fig. 13]  
 Matsuoka (1985 a): *Spiniferites bentori*, S. 29-31; Taf. 5, Fig. 1-6; Taf. 6, Fig. 1,2; Text-Fig. 3  
 Matsuoka (1985 a): *Spiniferites* sp. cf. *bentori*, S. 31; Taf. 4, Fig. 4-6  
 Baldwin (1987): *Gonyaulax* cf. *digitalis*, S. 547; Fig. 7  
 Matsuoka (1987 b): *Spiniferites bentori*, Fig. 4-84.1  
 Dodge (1989): *Spiniferites bentori*, S. 283  
 McMinn (1991): *Spiniferites bentori*, Taf. 2, Fig. 10,14  
 Hallegraeff & Bolch (1992): *Gonyaulax digitale*, Fig. 25  
 Morzadec-Kerfourn (1992): *Spiniferites bentori*, Taf. 1, Fig. 7,8  
 Nehring (1993 c): *Gonyaulax digitalis*, Fig. 5C

Beschreibung: !: 38-48 µm; ~: 34-40 µm; Fortsätze: 10-18 µm

[Paläontologischer Taxon: *Spiniferites bentori* (Rossignol) Wall & Dale]

Ovale, hellwandige Cyste mit einem apikalen Buckel. Die stark entwickelten Fortsätze erweitern sich am distalen Ende und sind zwei- bis dreifach aufgespalten. Ihre Lage spiegelt die Suturentabulation wider. Die präcingulare Archäopyle hat ein hexagonales Aussehen mit abgerundeten Ecken. Das Operculum entspricht der 3'' Paraplatte der thekaten Zelle.

Bemerkungen: Durch die Cystengröße und die Ausbildung eines Buckles ist die Cyste von *G. digitalis* von anderen Vertretern aus der Gruppe *Spiniferites* eindeutig abgrenzbar. Bradford & Wall (1984) vermuten für die reduzierten Anhänge bei der Variante *S. bentori* var. *truncata*, daß Umwelteinflüsse die Cystenmorphologie nachhaltig beeinflussen können.

Vorkommen: Deutsche Bucht

### *Gonyaulax polyedra* Stein

Fig. 7-3A,D

- Nordli (1951): *Gonyaulax polyedra*, S. 207,208; Fig. 1a-f  
 Evitt & Davidson (1964): *Gonyaulax polyedra*, S. 4,5; Taf. 1, Fig. 6-8,13  
 Evitt (1967): *Gonyaulax polyedra*, S. 43; Taf. 6, Fig. 13-19; Text-Fig. 13,14  
 Wall & Dale (1967): *Gonyaulax polyedra*, Taf. 1, Fig. N  
 Wall et al. (1967): *Gonyaulax polyedra*, Fig. 1  
 Wall & Dale (1968 a): *Gonyaulax polyedra*, S. 271,272; Taf. 1, Fig. 18; Taf. 3, Fig. 4-6  
 Wall (1971): *Gonyaulax polyedra*, Taf. 2, Fig. 7-9  
 Reid (1974): *Lingulodinium machaerophorum*, S. 591,592; Taf. 1, Fig. 6,7  
 Harland (1977): *Lingulodinium machaerophorum*, S. 94-96; Taf. 2, Fig. 22-24; Taf. 4, Fig. 11,17; Text-Fig. 2  
 Morzadec-Kerfourn (1977): *Lingulodinium machaerophorum*, S. 160; Taf. 2, Fig. 4-6; Taf. 3, Fig. 8  
 Dale (1979): *Gonyaulax polyedra*, Fig. 7-12  
 Kobayashi et al. (1981): *Gonyaulax polyedra*, S. 53-55; Taf. 1, Fig. A,C,D  
 Matsuoka (1982): *Lingulodinium machaerophorum*, Taf. 2, Fig. 7  
 Dale (1983): *Gonyaulax polyedra*, Fig. 43

- Harland (1983): *Lingulodinium machaerophorum*, Taf. 43, Fig. 5,6  
 Bradford & Wall (1984): *Lingulodinium machaerophorum*, Taf. 1, Fig. 7-9,12-16  
 Lewis et al. (1985): *Lingulodinium machaerophorum*, Fig. 2  
 Matsuoka (1985 a): *Lingulodinium machaerophorum*, S. 39-41; Taf. 8, Fig. 1-5  
 Matsuoka (1985 c): *Lingulodinium machaerophorum*, Taf. 1, Fig. 3  
 Baldwin (1987): [*Gonyaulax polyedra*, S. 547; Fig. 6]  
 Matsuoka (1987 b): *Lingulodinium machaerophorum*, S. 421,422; Fig. 4-81.1-6  
 Lewis (1988): *Gonyaulax polyedra*, Fig. 2A  
 Lewis & Burton (1988): *Gonyaulax polyedra*, Fig. 2  
 Blanco (1989 a): *Gonyaulax polyedra*, S. 792,793; Fig. 17,18  
 Dodge (1989): *Lingulodinium machaerophorum*, S. 294; Fig. 38  
 Marasovic (1989): *Gonyaulax polyedra*, Taf. 1, Fig. 6  
 Matsuoka (1989): *Lingulodinium polyedra*, S. 222; Fig. 5,8D  
 Kobayashi & Yuki (1991): *Lingulodinium polyedra*, Taf. 1, Fig. 11,12  
 Edwards & Andrie (1992): *Gonyaulax polyedra*, S. 263; Fig. 26c  
 Matsuoka (1992): *Lingulodinium machaerophorum*, Taf. 1, Fig. 10  
 Morzadec-Kerfourn (1992): *Lingulodinium machaerophorum*, Taf. 1, Fig. 4,5  
 Mudie (1992): *Lingulodinium machaerophorum*, Taf. 1, Fig. 11  
 Marasovic (1993) *Gonyaulax polyedra*, Fig. 1B-D  
 Nehring (1993 c): *Gonyaulax polyedra*, Fig. 5D

Beschreibung:  $\phi$ : 35-42  $\mu$ m; Stacheln: 3-15  $\mu$ m

[Paläontologischer Taxon: *Lingulodinium machaerophorum* (Deflandre & Cookson) Wall]

Runde Cyste mit einer doppel-wandigen, farblosen Wand. Anzahl und Form von Stacheln variabel: es können sehr viele aber auch nur wenige, biegsame und dabei hohle Stacheln ausgebildet sein, wobei die Spitze aber stets verschlossen ist. Betrug bei den aus Nordsee-sedimenten isolierten Cysten die Länge der Stacheln meistens zwischen 10-15  $\mu$ m, so wurden bei den Ostsee-Individuen oft viel kürzere Stacheln festgestellt (3-8  $\mu$ m). Die Archäopyle ist groß und variabel: entspricht meistens den fünf Präcingularplatten (1'' bis 5'') der thekaten Zelle.

Bemerkungen: Die Cyste von *G. polyedra* ähnelt der Cyste von *Protoceratium reticulatum*, bei der aber die Stacheln viel dünner sind und distal verdickt bzw. gespalten sein können.

Vorkommen: Deutsche Bucht, Kieler Bucht

Fig. 4-1E

### *Gonyaulax scrippsae* Kofoid

- Wall (1965): *Hystriospaera bulloidea*, S. 300-302; Fig. 6  
 Wall & Dale (1967): *Gonyaulax scrippsae*, Taf. 1, Fig. K  
 Wall & Dale (1968 a): *Gonyaulax scrippsae*, S. 270,271; Taf. 1, Fig. 14,15  
 Wall (1971): [*Gonyaulax* sp. aff. *G. spinifera*, Taf. 2, Fig. 4]  
 Reid (1974): *Spiniferites bulloideus*, S. 600,601; Taf. 2, Fig. 17-19  
 Davey & Rogers (1975): [*Spiniferites ramosus ramosus*, Taf. 1, Fig. 5]  
 Matsuoka (1976): *Spiniferites bulloideus*, S. 365,366; Taf. 2, Fig. 12  
 Harland (1977): *Spiniferites bulloideus* sensu Wall, S. 102  
 Harland (1977): *Spiniferites ramosus*, S. 102,103; Taf. 1, Fig. 5,6  
 Morzadec-Kerfourn (1977): *Spiniferites bulloideus*, S. 159,160; Taf. 1, Fig. 12; Taf. 3, Fig. 6

- Matsuoka (1982): [*Spiniferites delicatus*, Taf. 2, Fig. 5,6]  
 Dale (1983): *Gonyaulax scrippsae*, Fig. 6,33  
 Harland (1983): *Spiniferites ramosus* sensu Wall, S. 342; Taf. 45, Fig. 8  
 Harland (1983): [*Spiniferites ramosus*, S. 338; Taf. 45, Fig. 5,6]  
 Bradford & Wall (1984): *Spiniferites bulloideus*, Taf. 3, Fig. 15-18  
 Matsuoka (1985 a): *Spiniferites bulloideus*, S. 31-33; Taf. 1, Fig. 8-12; Taf. 2, Fig. 1-9; Text-Fig. 4  
 Matsuoka (1985 a): *Spiniferites* sp. cf. *delicatus*, S. 33-35; Taf. 1, Fig. 1-7; Text-Fig. 5,6  
 Matsuoka (1987 a): *Spiniferites* sp. cf. *S. bulloideus*, S. 42-44; Taf. 2, Fig. 5,6  
 Matsuoka (1987 a): [*Spiniferites* sp. cf. *S. delicatus*, S. 44,45; Taf. 2, Fig. 1-4,8-12; Taf. 3, Fig. 7,8]  
 Matsuoka (1987 b): *Spiniferites bulloideus*, S. 425,426; Fig. 4-93.3,4  
 Matsuoka (1987 b): [*Spiniferites* cf. *delicatus*, Fig. 4-83.7-9]  
 Matsuoka et al. (1989): [Cyst of *Gonyaulax scrippsae* (?), Fig. 3]  
 Bolch & Hallegraeff (1990): *Gonyaulax scrippsae*, S. 177; Fig. 5  
 Larrazabal et al. (1990): [*Spiniferites bulloideus*, Fig. 3.4-6]  
 Lewis & Dodge (1990): *Spiniferites bulloideus*, Fig. 6.37  
 Kobayashi & Yuki (1991): *Gonyaulax scrippsae*, Taf. 1, Fig. 6  
 McMinn (1991): *Spiniferites bulloideus*, Taf. 2, Fig. 2,4,6,7,9,12  
 Edwards & Andrie (1992): *Spiniferites bulloideus*, S. 264; Fig. 26d  
 Edwards & Andrie (1992): *Spiniferites ramosus*, S. 264,265; Fig. 26e  
 Matsuoka (1992): *Spiniferites bulloideus*, Taf. 1, Fig. 1-3  
 Matsuoka (1992): *Spiniferites* sp. cf. *S. delicatus*, Taf. 1, Fig. 4

Beschreibung: 1: 26-36 µm; ~: 22-34 µm; Fortsätze: 14-16

[Paläontologischer Taxon: *Spiniferites bulloideus* (Deflandre & Cookson) Sarjeant]

Ovale, hellwandige Cyste mit relativ langen Fortsätzen. Die Fortsätze erweitern sich am distalen Ende und sind zwei- bis dreifach aufgespalten. Ihre Lage spiegelt die Suturentabulation wider. Die präcingulare Archäopyle hat ein hexagonales Aussehen mit abgerundeten Ecken. Das Operculum entspricht der 3'' Paraplatte der thekaten Zelle.

Bemerkungen: Durch die Cystengröße und die Länge der Fortsätze ist die Cyste von *G. scrippsae* von anderen Vertretern aus der Gruppe *Spiniferites* eindeutig abgrenzbar.

Vorkommen: Deutsche Bucht

### *Gonyaulax spinifera* (Claparède & Lachmann) Diesing

*Gonyaulax spinifera* kann verschiedene Cystentypen ausbilden, vermutlich abhängig von den jeweiligen Umweltbedingungen (Taylor & Gaines 1989). Bisher konnten aus 6 Cystentypen (*Spiniferites ramosus* subsp. *ramosus*, *S. elongatus*, *S. mirabilis*, *Nematospaeropsis labyrinthea*, *Tectatodinium pellitum*, cf. *Bitectatodinium tepikiense*) motile thekate Zellen von *Gonyaulax spinifera* gezüchtet werden (Dodge 1989). In der paläontologischen Nomenklatur wird ein vielfaches an Typen unterschieden, möglicherweise verbergen sich darunter aber unterschiedliche Arten.

Typ *Spiniferites elongatus* Reid

Fig. 4-1F

Lemmermann (1908): *Trochiscia ovata* (Cyste von *Dinophysis*?), S. 18; Fig. 63

- Reid (1974): *Spiniferites elongatus*, S. 602,603; Taf. 3, Fig. 23,24  
 Dale (1976): *Spiniferites elongatus*, Taf. 1, Fig. 8  
 Matsuoka (1982): *Spiniferites elongatus*, Taf. 2, Fig. 1,2  
 Dale (1983): *Spiniferites elongatus*, Fig. 7  
 Harland (1983): *Spiniferites elongatus*, S. 334; Taf. 44, Fig. 7-10  
 Matsuoka (1985 c): *Spiniferites elongatus*, Taf. 1, Fig. 1  
 Harland & Sharp (1986): *Spiniferites elongatus*, Taf. 1, Fig. 1-8; Taf. 2, Fig. 9  
 Matsuoka (1987 b): *Spiniferites elongatus*, S. 426; Fig. 4-75.2, 4-83.5,6  
 Harland (1988): *Spiniferites elongatus*, Fig. 3h  
 Dale & Dale (1992): *Spiniferites elongatus*, Taf. 3.1, Fig. 20  
 Edwards & Andrie (1992): *Spiniferites elongatus*, S. 268; Fig. 26i  
 Matsuoka (1992): *Spiniferites elongatus*, Taf. 1, Fig. 6  
 Mudie (1992): [*Spiniferites frigidus-elongatus*, Taf. 3, Fig. 20]

Beschreibung:  $\bar{1}$ : 32-42  $\mu\text{m}$ ;  $\bar{2}$ : 24-30; Fortsätze: 6-14  $\mu\text{m}$

Längliche, hellwandige Cyste mit relativ kurzen Fortsätzen (6-14  $\mu\text{m}$  lang). Die Fortsätze erweitern sich am distalen Ende und sind zwei- bis dreifach aufgespalten. Ihre Lage spiegelt die Suturentabulation wider. Die präcingulare Archäopyle hat ein viereckiges Aussehen mit abgerundeten Ecken. Das Operculum entspricht der 3'' Paraplatte der thekaten Zelle.

Bemerkungen: Durch die äußere Form ist die Cyste von *S. elongatus* von anderen Vertretern aus der Gruppe *Spiniferites* eindeutig abgrenzbar.

Vorkommen: Deutsche Bucht, Kieler Bucht

Fig. 4-1G

### Typ *Spiniferites mirabilis* (Rossignol) Sarjeant

- Rossignol (1964): *Hystriosphæra mirabilis*, S. 86,87; Taf. 2, Fig. 1-3; Taf. 3, Fig. 4,5  
 Wall & Dale (1967): *Hystriosphæra mirabilis*, Taf. 1, Fig. F  
 Wall & Dale (1968 a): *Hystriosphæra mirabilis*, S. 269-270; Taf. 1, Fig. 10; Text-Fig. 4  
 Reid (1974): *Spiniferites mirabilis*, S. 606,607; Taf. 4, Fig. 32-34  
 Dale (1976): *Spiniferites mirabilis*, Taf. 1, Fig. 5  
 Harland (1977): *Spiniferites mirabilis*, S. 101; Taf. 2, Fig. 6  
 Morzadec-Kerfourn (1977): *Spiniferites mirabilis*, S. 159; Taf. 2, Fig. 3; Taf. 3, Fig. 7  
 Matsuoka (1982): *Spiniferites mirabilis*, Taf. 2, Fig. 3,4  
 Harland (1983): *Spiniferites mirabilis*, S. 338; Taf. 45, Fig. 1,2  
 Bradford & Wall (1984): *Spiniferites mirabilis*, Taf. 4, Fig. 1-4  
 Matsuoka (1985 c): *Spiniferites mirabilis*, Taf. 1, Fig. 2  
 Baldwin (1987): *Spiniferites mirabilis*, S. 545  
 Matsuoka (1987 b): *Spiniferites mirabilis*, S. 426; Fig. 4-84.2,3  
 Blanco (1989 a): *Spiniferites mirabilis*, S. 790; Fig. 10  
 Bolch & Hallegræff (1990): *Spiniferites mirabilis*, S. 175; Fig. 4a-c  
 Kobayashi & Yuki (1991): *Spiniferites mirabilis*, Taf. 1, Fig. 5  
 McMin (1991): *Spiniferites mirabilis*, Taf. 2, Fig. 17  
 Edwards & Andrie (1992): *Spiniferites mirabilis*, S. 268,269; Fig. 26j  
 Hallegræff & Bolch (1992): *Gonyaulax spinifera*, Fig. 24

Beschreibung:  $\bar{1}$ : 28-34  $\mu\text{m}$ ;  $\bar{2}$ : 26-32  $\mu\text{m}$ ; Fortsätze: 16-20  $\mu\text{m}$

Runde, hellwandige Cyste mit relativ langen Fortsätzen. Die Fortsätze erweitern sich am distalen Ende und sind zwei- bis dreifach aufgespalten. Ihre Lage spiegelt die Suturentabulation wider. Im antapikalen Bereich sind mehrere Fortsätze durch eine hohe Suturalmembran entlang der Verbindung zwischen den Paraplatten 1''' und 4''' markant miteinander verbunden. Die präcingulare Archäopyle hat ein viereckiges Aussehen mit abgerundeten Ecken. Das Operculum entspricht der 3'' Paraplatte der thekaten Zelle.

Bemerkungen: Durch die Cystenform und die markante Verbindung von Fortsätzen ist die Cyste von *G. mirabilis* von anderen Vertretern aus der Gruppe *Spiniferites* eindeutig abgrenzbar.

Vorkommen: Deutsche Bucht

### *Gymnodinium catenatum* Graham

Fig. 4-1H; 4-3A; 7-1E,F; 8-1A,B; 9-5

Bravo (1986): *Gymnodinium catenatum*, S. 318; Fig. 3,5

Anderson et al. (1988): *Gymnodinium catenatum*, S. 257,258; Fig. 1-3,7-16

Blackburn et al. (1989): *Gymnodinium catenatum*, S. 582,585; Table 2; Fig.20-27,31

Blanco (1989): *Gymnodinium catenatum*, S. 814; Fig. 1,2

Hallegraeff et al. (1989): *Gymnodinium catenatum*, S. 78; Fig. 2

Bolch & Hallegraeff (1990): *Gymnodinium catenatum*, S. 186; Fig. 33a-c

Rees & Hallegraeff (1991): *Gymnodinium catenatum*, S. 102; Fig. 10

Hallegraeff & Bolch (1992): *Gymnodinium catenatum*, Fig. 32

Ellegaard et al. (1993): *Gymnodinium catenatum*, S. 419,420; Fig. 1-3

Beschreibung: ø: 30-35 µm

Runde, braune Cyste mit retikulierter polygonaler Oberfläche, die das Paracingulum, den Parasulkus und die Paraakrobase deutlich hervorheben. Ein großer, roter Akkumulationskörper ist vorhanden. Die Archäopyle ist ein langer Riß (Typ "chasmic" sensu Matsuoka 1985 b), der teilweise eine stufenähnliche Fraktur besitzt.

Bemerkungen: Die aus deutschen Küstengewässern isolierten Cysten von *G. catenatum* sind mit einem Durchmesser von 30-35 µm etwas kleiner als bisher beschriebene Cysten dieser Art (vgl. Kap. 8.4). Bisher ist dieser Cystentyp in Europa nur von der iberischen Halbinsel und aus dem Kattegat bekannt (Blanco 1989, Ellegaard et al. 1993).

Vorkommen: Deutsche Bucht, Kieler Bucht

### *Oblea rotunda* (Lebour) Balech & Sournia

Lewis (1990): *Oblea rotunda*, S. 342; Fig. 2-4

Beschreibung: ø: 25-30 µm

Runde Cysten mit hellbrauner Cystenwand, die mit einem sehr dünnen Schleimfilm

überzogen sein kann, an dem kleine Sedimentpartikel haften können. Die Archäopyle ist ein sehr langer Riß (Typ "theropylic" sensu Matsuoka 1985 b).

Bemerkungen: Durch ihre Größe ist die Cyste von *O. rotunda* von vielen anderen runden, braunen Cysten (u.a. *Protoperidinium* spp.) abgrenzbar. Eine eindeutige Zuordnung ist jedoch nur über Keimungsexperimente zu erlangen.

Vorkommen: Deutsche Bucht, Kieler Bucht

***Peridinium dalei* (Indelicato & Loeblich) Balech**

7-3B,E

- Dale (1976): Cyst of ? *Scrippsiella*, S. 59; Taf. 1, Fig. 1,2  
 Dale (1977 b): *Peridinium faeroense*, Fig. 24,28-30,33-35  
 Dale (1978): *Peridinium faeroense*, Text-Fig. 1  
 Dale (1983): *Peridinium faeroense*, Fig. 39-42,44  
 Matsuoka (1987 b): [*Peridinium faeroense*, S. 439]  
 Lewis (1991): *Pentapharsodinium dalei*, S. 95,96; Fig. 10-15,16a  
 Nehring (1993 c): *Peridinium dalei*, Fig. 5E

Beschreibung:  $\varnothing$ : 20-30  $\mu\text{m}$ ; Stacheln: 2-10  $\mu\text{m}$

Die Cyste ist rund bis leicht oval und besitzt eine farblose Wand. Viele dünne Fortsätze sind ausgebildet, wobei die Spitze oftmals stark verzweigt ist bzw. mehrere Stacheln an der Basis miteinander verwachsen sein können. Betrug bei den aus Nordseesedimenten isolierten Cysten die Länge der Stacheln meistens zwischen 7-10  $\mu\text{m}$ , so wurden bei den Ostsee-Individuen oft viel kürzere Stacheln festgestellt (2-5  $\mu\text{m}$ ). Bei lebenden Cysten fällt ein sehr großer, roter Akkumulationskörper auf. Trotz intensiver Untersuchung konnte eine Archäopyle nicht eindeutig nachgewiesen werden, aber bei leeren Cysten war oftmals die Wand eingerißen.

Bemerkungen: Die verschiedenen Ausbildungen der Fortsätze sind lichtmikroskopisch nicht eindeutig zu erkennen. Lewis (1991) dokumentierte anhand von REM-Untersuchungen vier verschiedene Haupttypen. Die Archäopyle konnte bisher in keiner Untersuchung eindeutig nachgewiesen werden, aber auch Dale (1977) vermutet, daß die Excytierung durch einen einfachen Riß in der Cystenwand vonstatten geht.

Vorkommen: Deutsche Bucht, Kieler Bucht

***Pheopolykrikos hartmannii* (Zimmermann) Matsuoka & Fukuyo**

Fig. 4-11

- Wall & Dale (1968 a): Simple spinose cyst, S. 281; Taf. 4, Fig. 27  
 Fukuyo (1982): *Polykrikos hartmannii*, S. 208; Taf. 3, Fig. 1-6  
 Matsuoka (1982): *Polykrikos hartmannii*, Taf. 2, Fig. 13  
 Matsuoka (1985 a): *Pheopolykrikos hartmannii*, S. 63,64; Taf. 17, Fig. 1-4  
 Matsuoka (1985 b): *Polykrikos hartmannii*, S. 224; Fig. 1D; Taf. 3., Fig. 1-4



- Matsuoka (1985 c): *Polykrikos hartmannii*, Taf. 1, Fig. 5  
 Kobayashi et al. (1986): *Pheopolykrikos hartmannii*, Fig. 3-6  
 Matsuoka & Fukuyo (1986): *Pheopolykrikos hartmannii*, S. 812; Fig. 1-5,13,14,18,19  
 Matsuoka (1987 b): *Pheopolykrikos hartmannii*, S. 442; Fig. 4-102.1,2  
 Blanco (1989): [*Polykrikos hartmannii* ?], S. 819; Fig. 16  
 Matsuoka (1990): *Pheopolykrikos hartmannii*, S. 69; Fig. S. 68 E-G  
 Matsuoka (1992): *Pheopolykrikos hartmannii*, Taf. 3, Fig. 10  
 Mudie (1992): *Pheopolykrikos hartmannii*, Taf. 2, Fig. 10,19; Taf. 3, Fig. 10,22

**Beschreibung:** ø: 42-54 µm; Stacheln: 5-8 µm

Runde, hellbraune Cyste mit dünner Wand und vielen Stacheln. Die Stacheln sind hohl und mit nur 5-8 µm in der Länge relativ kurz. Die Archäopyle ist ein langer Riß (Typ "chasmic" sensu Matsuoka 1985 b).

**Bemerkungen:** Durch ihre Größe ist die Cyste von *P. hartmannii* eindeutig von anderen Cysten ähnlichen Typs (u.a. *Protoperidinium minutum*) abgrenzbar. Bisher ist dieser Cystentyp vor allem aus dem asiatischen Raum beschrieben worden.

**Vorkommen:** Deutsche Bucht

### ***Polykrikos kofoidii* Chatton**

Fig. 4-1J,K

- Morey-Gaines & Ruse (1980): *Polykrikos kofoidii*, S. 230, 231; Fig. 4  
 Fukuyo (1982): *Polykrikos kofoidii*, S. 208, 209; Taf. 4, Fig. 7-9  
 Fukuyo (1982): nec *Polykrikos kofoidii*, S. 208, 209; Taf. 4, Fig. 1-3  
 Matsuoka (1985 a): *Polykrikos* sp. cf. *kofoidii*, S. 62,63; Taf. 16, 1-3  
 Matsuoka (1985 b): *Polykrikos kofoidii*, S. 223,224; Taf. 1, Fig. 6; Taf. 2, Fig. 1-3; Text-Fig. 1A  
 Matsuoka (1987 a): *Polykrikos* sp. cf. *P. kofoidii*, S. 67,68; Taf. 16, Fig. 1-9  
 Hallegraeff & Bolch (1992): *Polykrikos kofoidii*, Fig. 21  
 Matsuoka (1992): *Polykrikos* sp. cf. *P. kofoidii*, Taf. 3, Fig. 7  
 Nehring (1993 c): *Polykrikos kofoidii*

**Beschreibung:** †: 55-68 µm; -: 36-48 µm; Fortsätze: ≤ 18 µm

Länglich-ovale, hellbraune Cyste mit einer irregulären, annähernd kreisförmigen Archäopyle (Typ "tremic" sensu Matsuoka 1985 b). Die stark entwickelten, zylindrischen Fortsätze sind innen hohl sowie am distalen Ende erweitert und offen. An ihrer proximalen Basis können sie mit benachbarten Fortsätzen verbunden sein. Selten hingegen sind sie am distalen Ende miteinander verbunden. Die Fortsätze sind in fünf umlaufenden Reihen angeordnet, wobei jeweils zwei von ihnen an den polaren Enden liegen und wahrscheinlich das apikale bzw. antapikale Gebiet anzeigen. Bei leeren Cysten ist oftmals kein Operculum mehr vorhanden.

**Bemerkungen:** Durch die Form der Fortsätze unterscheidet sich die Art eindeutig von *P. schwartzii*, deren Cystenwand eine netzartige Struktur besitzt. Bisher sind nur bei diesen beiden *Polykrikos*-Arten Cysten beschrieben worden. Gains & Ruse (1980) beschreiben eine in Kultur von *P. kofoidii* gebildete Cyste, bei der jedoch die Fortsätze nur sehr schwach ausgebildet sind.

*Polykrikos schwartzii* Bütschli

Fig. 4-1L,M; 7-1G; 8-2A,B

- Hensen (1887): Umrindete Cyste, S. 80, Taf. 4, Fig. 32a,b; Taf. 6, Fig. 67,68  
 Lohmann (1904): Umrindete Cyste, S. 34-36; Taf. 7, Fig. 11-15  
 Wall & Dale (1968 a): ? Resting spore of naked dinoflagellate, S. 281; Taf. 4, Fig. 28  
 Dale (1976): ? *Polykrikos* cyst, S. 59; Taf. 1, Fig. 18  
 Harland (1977): *Polykrikos* cysts, S. 109,110; Taf. 4, Fig. 1-6  
 Reid (1978): *Polykrikos schwartzii*, S. 227; Taf. 1, Fig. 1-9  
 Kat (1980): *Polykrikos schwartzii*, Fig. 2  
 Harland (1981): *Polykrikos schwartzii*, S. 76,78,79; Taf. 1, Fig. 1-9; Taf. 2, Fig. 1-9; Taf. 3, Fig. 1-4,7-9; Taf. 4, Fig. 1-6; Text-Fig. 2-6,8  
 Fukuyo (1982): *Polykrikos kofoidii*, S. 208,209; Taf. 4, Fig. 1-3  
 Matsuoka (1982): *Polykrikos schwartzii*, Taf. 2, Fig. 14  
 Gerlach et al. (1985): *Polykrikos schwartzii*, Fig. 2C  
 Kobayashi et al. (1986): *Polykrikos schwartzii*, Fig. 1,2  
 Baldwin (1987): *Polykrikos schwartzii*, Fig. 24  
 Matsuoka (1985 a): *Polykrikos schwartzii*, S. 61,62; Taf. 16, Fig. 4-10  
 Matsuoka (1985 b): *Polykrikos schwartzii*, Taf. 1, Fig. 1-5; Text-Fig. 1B  
 Matsuoka (1985 c): *Polykrikos schwartzii*, S. 224,225; Taf. 1, Fig. 4  
 Matsuoka (1987 a): *Polykrikos schwartzii*, S. 67; Taf. 15, Fig. 1-10  
 Matsuoka (1987 b): *Polykrikos schwartzii*, S. 441,442; Fig. 4-101.1-3  
 Blanco (1989 c): *Polykrikos schwartzii*, S. 818; Fig. 14  
 Blanco (1989 c): *Polykrikos schwartzii* forma corta, S. 818,819; Fig. 15  
 Bolch & Hallegraeff (1990): *Polykrikos schwartzii*, S. 186; Fig. 32  
 Larrazabel et al. (1990): *Polykrikos schwartzii*, Fig. 3.3  
 Kobayashi & Yuki (1991): *Polykrikos schwartzii*, Taf. 2, Fig. 1,2  
 Lee & Yoo (1991): *Polykrikos schwartzii*, Taf. 1, Fig. 2  
 McMinn (1991): *Polykrikos schwartzii*, Taf. 5, Fig. 1,2  
 Ichikawa et al. (1992): *Polykrikos schwartzii*, Fig. 1A,B  
 Matsuoka (1992): *Polykrikos schwartzii*, Taf. 3, Fig. 6,9  
 Ichikawa et al. (1993): *Polykrikos schwartzii*, S. 135; Fig. 1,4

Beschreibung: 1: 62-100 µm; -: 40-64 µm; Fortsätze: ≤24 µm

Länglich-ovale, grün-braune Cyste mit einer irregulären, annähernd kreisförmigen Archäopyle (Typ "tremic" sensu Matsuoka 1985 b). Die vorstehenden faserigen Teile liegen distal und besitzen eine netzartige Struktur. Die äußere Cystenmembran scheint feingekörnt oder schwach netzförmig zu sein.

Bemerkungen: Die netzartige Oberflächenstruktur kann sehr variabel gestaltet sein, was von Harland (1981) im Detail beschrieben wird. Sie unterscheidet sich hierin auch eindeutig von *P. kofoidii*, bei der die Fortsätze in fünf voneinander abgegrenzten Reihen ausgebildet sind. Die Cyste von *P. schwartzii* wurde von Reid (1978) häufig in der Wassersäule der Nordsee gefunden, es gibt aber nur wenige Hinweise auf Funde in rezenten Sedimenten der Nordsee.

*Protoceratium reticulatum* (Claparède & Lachmann) Bütschli

Fig. 4-1N,O; 4-3B; 7-1H; 7-3C,F

- Hensen (1887): [*Xanthidium multispinosum*, S. 79,80; Taf. 4, Fig. 32]  
 Möbius (1887): [*Xanthidium multispinosum*, S. 124; Taf. 8, Fig. 62]

- Meunier (1910): [*Protoceratium reticulatum* specimen enkyste, S. 49,50; Taf. 1, Fig. 38]  
 Braarud (1945): *Protoceratium reticulatum*, S. 15-17; Taf. 4, Fig. d,e; Text-Fig. 6  
 Erdtman (1954): *Protoceratium reticulatum*, Fig. 1A  
 Evitt & Davidson (1964): *Protoceratium reticulatum*, S. 5; Taf. 1, Fig. 12  
 Wall (1965): *Hystrichosphaeridium* cf. *israelianum*, Fig. 18  
 Evitt (1967): *Protoceratium reticulatum*, Fig. 11,12  
 Wall & Dale (1967): *Protoceratium reticulatum*, S. 352; Taf. 1, Fig. M  
 Wall & Dale (1968 a): *Protoceratium reticulatum*, S. 272; Taf. 1, Fig. 20-21  
 Wall (1971): *Protoceratium reticulatum*, Taf. 2, Fig. 6  
 Reid (1974): *Operculodinium centrocarpum*, S. 594,595; Taf. 2, Fig. 10,11  
 Davey & Rogers (1975): *Operculodinium centrocarpum*, Taf. 1, Fig. 6  
 Dale (1976): *Operculodinium centrocarpum*, Taf. 1, Fig. 3  
 Matsuoka (1976): *Operculodinium centrocarpum*, S. 364,365; Taf. 2, Fig. 10  
 Harland (1977): *Operculodinium centrocarpum*, S. 96,97; Taf. 1, Fig. 19; Taf. 4, Fig. 9,10  
 Morzadec-Kerfourn (1977): *Operculodinium centrocarpum*, S. 160,162; Taf. 2, Fig. 10,11; Taf. 3, Fig. 12  
 Harland et al. (1980): *Operculodinium centrocarpum*, S. 213  
 Matsuoka (1982): *Operculodinium centrocarpum*, Taf. 2, Fig. 8  
 Harland (1983): *Operculodinium centrocarpum*, S. 330; Taf. 43, Fig. 9,10  
 Harland (1983): *Operculodinium israelianum*, S. 331; Taf. 43, Fig. 11,12  
 Bradford & Wall (1984): *Operculodinium centrocarpum*, Taf. 1, Fig. 10,11  
 Bradford & Wall (1984): *Operculodinium israelianum*, Taf. 1, Fig. 17; Taf. 2, Fig. 1,2,5  
 Matsuoka (1985 a): *Operculodinium centrocarpum*, S. 41-43; Taf. 7, Fig. 1-6  
 Matsuoka (1985 a): *Operculodinium israelianum*, S. 43,44; Taf. 7, Fig. 11,12  
 Matsuoka (1985 a): *Operculodinium crassum*, S. 44,45; Taf. 6, Fig. 6-8; Taf. 7, Fig. 7-10  
 Baldwin (1987): *Gonyaulax grindleyi*, S. 545,547; Fig. 4,5  
 Matsuoka (1987 a): *Operculodinium centrocarpum*, S. 48-49; Taf. 4, Fig. 1-12  
 Matsuoka (1987 b): *Operculodinium centrocarpum*, S. 423; Fig. 4-82.4-6  
 Matsuoka (1987 b): *Operculodinium israelianum*, S. 423; Fig. 4-82.1-3  
 Reid & Bolch (1987): *Gonyaulax grindleyi*, Fig. 1a  
 Birt (1988): *Operculodinium centrocarpum*, S. 337  
 Harland (1988 a): *Operculodinium centrocarpum*, Taf. 78, Fig. 1,2  
 Harland (1988 b): *Operculodinium centrocarpum*, Fig. 4a  
 Blanco (1989 a): *Operculodinium centrocarpum*?, S. 793; Fig. 19  
 Dodge (1989): *Operculodinium centrocarpum*, S. 294  
 Matsuoka (1989): *Protoceratium reticulatum* Type 1, S. 223; Fig. 6,7,8B  
 Matsuoka (1989): *Protoceratium reticulatum* Type 2, S. 224,226; Fig. 8C  
 Bolch & Hallegraeff (1990): *Gonyaulax grindleyi*, S. 175; Fig. 2  
 Lewis & Dodge (1990): *Operculodinium centrocarpum*, Fig. 6.33  
 Kobayashi & Yuki (1991): *Protoceratium reticulatum*, Taf. 1, Fig. 9,10  
 McMinn (1991): *Operculodinium centrocarpum*, Taf. 3, Fig. 6,9  
 McMinn (1991): *Operculodinium israelianum*, Taf. 3, Fig. 12,15  
 Edwards & Andrie (1992): *Gonyaulax grindleyi*, S. 261,262; Fig. 26a  
 Edwards & Andrie (1992): *Gonyaulax* sp. indet. ? *grindleyi*, S. 262,263; Fig. 26b  
 Hallegraeff & Bolch (1992): *Protoceratium reticulatum*, Fig. 22,23  
 Matsuoka (1992): *Operculodinium centrocarpum*, Taf. 1, Fig. 7-9  
 Morzadec-Kerfourn (1992): *Operculodinium israelianum*, Taf. 1, Fig. 6,9  
 Mudie (1992): *Operculodinium centrocarpum*, Taf. 3, Fig. 11-13  
 Mudie (1992): *Operculodinium crassum*, Taf. 4, Fig. 5  
 Nehring (1993 c): *Protoceratium reticulatum*, Fig. 51

Beschreibung: ø: 31-44µm; Stacheln: 1-18 µm

[Paläontologischer Taxon: *Operculodinium centrocarpum* (Deflandre & Cookson) Wall

*Operculodinium israelianum* (Rossignol) Wall]

Runde Cyste mit farbloser, leicht granulierter Wand und vielen Fortsätzen, die sehr variabel gestaltet sein können. Meistens sind die Fortsätze sehr dünn und können am distalen Ende zwei- bis mehrfach aufgespalten sein. Betrug bei den aus Nordseesedimenten isolierten Cysten die Länge der Stacheln meistens zwischen 8-14  $\mu\text{m}$ , so wurden bei den Ostsee-Individuen oft viel kürzere Stacheln festgestellt (2-8  $\mu\text{m}$ ). Cysten, deren Fortsätze weniger als 3  $\mu\text{m}$  lang sind, werden als "nodular Form" bezeichnet (Harland 1973). Die präcingulare Archäopyle hat ein trapezoides Aussehen. Das Operculum entspricht der 3'' Paraplatte der thekaten Zelle.

Bemerkungen: Die Cyste von *P. reticulatum* unterscheidet sich von ähnlichen runden Cysten vor allem durch die vielen, dünnen am distalen Ende aufgespalteten Fortsätze und durch der Form der Archäopyle. Die Form mit den langen Stacheln wird im paläontologischen Taxon als *O. centrocarpum* bezeichnet, die Form mit den kürzeren Stacheln entspricht *O. israelianum*. Matsuoka (1989) unterscheidet zwei Typen von *P. reticulatum*: Typ 1 entspricht der hier beschriebenen Form mit langen Stacheln, Typ 2 hingegen besitzt ein rundes bis ovales Aussehen, einen größeren Durchmesser und die Stacheln sind distal spitz ausgebildet. Bolch & Hallegraeff (1990) beschreiben einen weiteren Typ, wo teilweise die Fortsätze an der Basis miteinander verschmolzen sind.

Vorkommen: Deutsche Bucht, Kieler Bucht

*Protoperidinium avellana* (Meunier) Balech

- Wall & Dale (1967): *Peridinium avellana*, Taf. 1, Fig. 8  
 Wall & Dale (1968 a): *Peridinium avellana*, S. 277; Taf. 4, Fig. 2  
 Wall & Dale (1968 a): *Peridinium punctulatum*, S. 276,277; Taf. 2, Fig. 27; Taf. 3, Fig. 25  
 Wall & Dale (1968 a): [*Peridinium ? denticulatum*, S. 277; Taf. 3, Fig. 30]  
 Dale (1976): *Peridinium* cf. *P. avellana*, Taf. 1, Fig. 14  
 Harland (1977): *Brigantedinium cariacensis*, S. 104; Taf. 3, Fig. 10,11,13  
 Reid (1977): [*Brigantedinium cariacense*, S. 424; Taf. 1, Fig. 2]  
 Harland (1982): *Protoperidinium* (*Archaeoperidinium* sect. *Fuscusphaeridium*) *avellana*, S. 373,374; Taf. 38, Fig. 4-9; Text-Fig. 7B  
 Harland (1982): *Protoperidinium* (*Archaeoperidinium* sect. *Fuscusphaeridium*) *denticulatum*, S. 376; Text-Fig. 7A,10  
 Harland (1982): *Protoperidinium* (*Protoperidinium* sect. *Asymmetroperidinium*) *punctulatum*, S. 381,382; Taf. 42, Fig. 3-6; Text-Fig. 15-17  
 Matsuoka (1982): *Brigantedinium cariacense*, Taf. 1, Fig. 6  
 Harland (1983): *Protoperidinium* (*Archaeoperidinium* sect. *Fuscusphaeridium*) *avellana*, S. 359,395; Taf. 47, Fig. 4  
 Harland (1983): *Protoperidinium* (*Archaeoperidinium* sect. *Fuscusphaeridium*) *denticulatum*, S. 359; Taf. 47, Fig. 6  
 Lewis et al. (1984): *Protoperidinium avellana*, S. 26; Text-Fig. 2b  
 Matsuoka (1984): *Protoperidinium avellana*, S. 38,39; Text-Fig. 1; Taf. 2, Fig. 5-7  
 Matsuoka (1985 a): *Brigantedinium cariacensis*, S. 48,49; Taf. 14, Fig. 13,14  
 Matsuoka (1987 a): *Brigantedinium cariacense*, S. 53,54; Taf. 5, Fig. 3-9  
 Matsuoka (1987 b): *Brigantedinium cariacense*, Fig. 4-88.6

Blanco (1989 b): Quiste denominado *Redondo marron*, S. 812; Fig. 37  
 Bolch & Hallegraeff (1990): *Proto-peridinium* cf. *avellana*, S. 180; Fig. 17  
 Edwards & Andrie (1992): *Brigantedinium cariacensis*, S. 276; Fig. 26t

Beschreibung: ø: 50-55 µm

[Paläontologischer Taxon: *Brigantedinium cariacense* (Wall) Reid]

Runde, dunkelbraune Cyste mit glatter Oberfläche. Die Archäopyle ist hexagonal symmetrisch mit gekrümmter unterer Seite. Das Operculum entspricht der 2a Paraplatte der thekaten Zelle.

Bemerkung: Durch die Cystengröße und die gekrümmte Seite in der Archäopyle ist *P. avellana* zu einigen ähnlichen Cystentypen abgrenzbar, jedoch nicht zu *P. denticulatum*. Eine eindeutige Zuordnung ist nur über Keimungsexperimente zu erlangen.

Vorkommen: Deutsche Bucht

### *Proto-peridinium claudicans* (Paulsen) Balech

Fig. 4-1P

Wall (1965): *Peridinium* sp. (Cyst-form 5), S. 307; Fig. 16  
 Wall & Dale (1967): *Peridinium claudicans*, Taf. 1, Fig. R  
 Wall & Dale (1968 a): *Peridinium claudicans*, S. 273; Taf. 2, Fig. 1,2  
 Wall (1971): *Peridinium claudicans*, Taf. 2, Fig. 12  
 Davey & Rogers (1975): *Peridinium claudicans*, Taf. 1, Fig. 10  
 Reid (1977): *Votadinium spinosum*, S. 445,446; Taf. 2, Fig. 24-26  
 Dale (1983): *Proto-peridinium claudicans*, Fig. 4  
 Harland (1982): *Proto-peridinium* (*Proto-peridinium* sect. *Votadinium*) *claudicans*, S. 380; Text-Fig. 13  
 Harland (1983): *Proto-peridinium* (*Proto-peridinium* sect. *Votadinium*) *claudicans*, S. 367; Taf. 48, Fig. 4  
 Matsuoka (1985): *Votadinium spinosum*, S. 58,59; Taf. 14, Fig. 1-6  
 Akselman (1987): *Proto-peridinium claudicans*, S. 22; Taf. 1, Fig. 7,8  
 Matsuoka (1987 a): *Votadinium spinosum*, S. 65,66; Taf. 14, Fig. 1-5  
 Matsuoka (1987 b): *Votadinium spinosum*, S. 436; Fig. 4-95,4,7,9  
 Bolch & Hallegraeff (1990): *Proto-peridinium claudicans*, S. 184; Fig. 25  
 Larrazabal et al. (1990): *Votadinium spinosum*, Fig. 3.7-9  
 Nehring (1993 c): *Proto-peridinium claudicans*, Fig. 5J

Beschreibung: 1: 44-54 µm; ~: 44-54 µm; Stacheln: 2-4 µm

[Paläontologischer Taxon: *Votadinium spinosum* Reid]

Herzförmige, hellbraune Cyste mit stacheliger Oberfläche. Die Stacheln sind relativ kurz. Die Archäopyle ist subpentagonal mit leicht abgerundeten Ecken. Das Operculum entspricht der 2a Paraplatte der thekaten Zelle.

Bemerkung: Bisher ist nur für *P. claudicans* diese äußere Form in Verbindung mit den Stacheln nachgewiesen.

Vorkommen: Deutsche Bucht

***Protoperidinium compressum* (Abé) Balech**

Fig. 7-11

- Wall (1965): ? Algal aplanospore, Fig. 19  
 Wall & Dale (1968 a): *Peridinium stellatum*, S. 275; Taf. 2, Fig. 15  
 Wall & Dale (1968 a): *Peridinium* sp. cf. *stellatum*, S. 275; Taf. 2, Fig. 16,17  
 Bradford (1975): [*Stelladinium reidii*, S. 3065,3066; Fig. 2-4]  
 Harland (1977): *Stelladinium stellatum*, S. 107,108; Taf. 4, Fig. 12-14  
 Reid (1977): *Stelladinium stellatum*, S. 443; Taf. 2, Fig. 19,20  
 Harland et al. (1980): [*Stelladinium reidii*, S. 224]  
 Harland (1982): *Protoperidinium* (*Archaeperidinium* sect. *Stelladinium*) *compressum*, S. 395; Taf. 39, Fig.12; Text-Fig. 9A,B  
 Matsuoka (1982): [*Stelladinium reidii*, Taf. 1, Fig. 1]  
 Harland (1983): *Protoperidinium* (*Archaeperidinium* sect. *Stelladinium*) *compressum*, S. 364; Taf. 48, Fig. 1  
 Bradford & Wall (1984): *Protoperidinium* (*Archaeperidinium* sect. *Stelladinium*) *compressum*, Taf. 2, Fig. 3  
 Akselman (1987): *Protoperidinium compressum*, S. 18,20,21; Taf. 1, Fig. 1,2  
 Baldwin (1987): *Peridinium stellatum*, S. 550; Fig. 20  
 Matsuoka (1987 b): *Stelladinium stellatum*, S. 433; Fig. 4-93.2  
 Matsuoka (1987 b): [*Stelladinium reidii*, S. 433; Fig. 4-93.1]  
 Bint (1988): [*Stelladinium reductum*, S. 333,335; Fig. 2G-I,3]  
 [ *Stelladinium reidii*, S. 333; Fig. 2J]  
 Blanco (1989 b): *Protoperidinium* sp.11, S. 804; Fig. 18  
 Bolch & Hallegraeff (1990): *Protoperidinium compressum*, S. 182,184; Fig. 22  
 Larrazabal et al. (1990): *Stelladinium stellatum*, Fig. 3.13  
 Lewis & Dodge (1990): *Stelladinium stellatum*, Fig. 6.35  
 Kobayashi & Yuki (1991): [*Protoperidinium* sp. (= *Stelladinium* sp.), Taf. 1, Fig. 17]  
 McMinn (1991): *Protoperidinium* (*Archeoperidinium*) *compressum*, Taf. 1, Fig. 3

Beschreibung: 1: 26-38; -: 26-38 µm; Fortsätze (Hörner): ≤20 µm

[Paläontologischer Taxon: *Stelladinium stellatum* (Wall & Dale) Reid]

Pentagonale, hellbraune Cyste mit dorso-ventraler Abflachung. Epicyst ist kleiner als Hypocyst. Die Cyste besitzt ein apikal Horn, zwei antapikal und zwei lateral Hörner, die relativ lang sind. Die Archäopyle ist groß und triangular geformt. Das Operculum entspricht der 2a Paraplatte der thekaten Zelle.

Bemerkungen: Bisher ist nur für *P. compressum* diese Cystenform nachgewiesen. Im paläontologischen Taxon werden zwei weitere rezente ähnliche Formen unterschieden (*Stelladinium reidii*, *Stelladinium reductum*), für die bisher jedoch keine Keimungsexperimente vorliegen

Vorkommen: Deutsche Bucht, Kieler Bucht

***Protoperidinium conicoides* (Paulsen) Balech**

Fig. 7-11

- Wall (1965): *Chytroisphaeridia simplicia*, S. 308; Fig. 7,20  
 Wall & Dale (1968 a): *Peridinium conicoides*, S. 277; Taf. 2, Fig. 28-30; Taf. 3, Fig. 27,28  
 Dale (1976): *Peridinium conicoides*, Taf. 1, Fig. 13  
 Matsuoka (1976): *Peridinium conicoides*, S. 358,359; Taf. 2, Fig. 5-9  
 Harland (1977): *Brigantedinium simplex*, S. 104,105; Taf. 3, Fig. 7-9,12

- Reid (1977): *Brigantedinium simplex*, S. 435-436; Taf. 1, Fig. 3,4  
 Harland et al. (1980): *Brigantedinium simplex*, S. 222,223  
 Dale (1983): *Protopteridinium conicoides*, Fig. 10  
 Harland (1982): *Protopteridinium* (*Protopteridinium* sect. *Brigantedinium*) *conicoides*, S. 382, 383; Taf. 38, Fig. 1-3  
 Harland (1983): *Protopteridinium* (*Protopteridinium* sect. *Brigantedinium*) *conicoides*, S. 359, 396; Taf. 47, Fig. 2,3  
 Lewis et al. (1984): *Protopteridinium conicoides*, S. 26; Text-Fig. 2f  
 Matsuoka (1985): *Brigantedinium simplex*, S. 49,50; Taf. 15, Fig. 5  
 Aksehnan (1987): *Protopteridinium conicoides*, S. 25,26; Taf. 2, Fig. 5  
 Baldwin (1987): *Protopteridinium* cf. *conicoides*, S. 550; Fig. 19  
 Matsuoka (1987 a): *Brigantedinium simplex*, S. 54,55; Taf. 6, Fig. 1-14; Taf. 14, Fig. 6,7; Text-Fig. 4F  
 Matsuoka (1987 b): *Brigantedinium simplex*, Fig. 4-88.3  
 Harland (1988 a): *Protopteridinium conicoides*, Taf. 82, Fig. 9  
 Harland (1988 b): *Protopteridinium* (*Protopteridinium*) *conicoides*, Fig. 3g  
 Bolch & Hallegræff (1990): *Protopteridinium conicoides*, S. 184; Fig. 26  
 Lewis & Dodge (1990): *Brigantedinium simplex*, Fig. 6.34  
 Dale & Dale (1992): *Protopteridinium conicoides*, Taf. 3.1, Fig. 7,8  
 Edwards & Andrie (1992): *Brigantedinium simplex*, S. 276; Fig. 26u  
 Matsuoka (1992): *Brigantedinium simplex*, Taf. 2, Fig. 1  
 Mudie (1992): *Brigantedinium simplex*, Taf. 2, Fig. 11,12; Taf. 3, Fig. 9  
 Nehring (1993 c): *Protopteridinium conicoides*, Fig. 5K

Beschreibung:  $\phi$ : 35-40  $\mu$ m

[Paläontologischer Taxon: *Brigantedinium simplex* (Wall) Reid]

Runde, dunkelbraune Cyste mit glatter oder leicht gekörnter Oberfläche. Die Archäopyle ist hexagonal trapezoid mit zwei kurzen und vier langen Seiten. Das Operculum entspricht der 2a Paraplatte der thekaten Zelle.

Bemerkungen: Bisher ist nur für *P. conicoides* diese Form der Archäopyle nachgewiesen.

Vorkommen: Deutsche Bucht, Kieler Bucht

### *Protopteridinium conicum* (Gran) Balech

Fig. 4-1Q; 7-1K

- Wall (1965): *Peridinium* sp. (Cyst-form 6), S. 308; Fig. 17,23  
 Wall & Dale (1968 a): *Peridinium conicum*, S. 273,274; Taf. 2, Fig. 4,5  
 Wall & Dale (1968 a): [*Peridinium* ? *nudum*, S. 277,278; Taf. 4, Fig. 5]  
 Bradford (1975): *Multispinulosa quanta*, S. 3067,3069,3070; Fig. 5-7  
 Dale (1976): *Peridinium conicum*, Taf. 1, Fig. 17  
 Harland (1977): *Multispinulosa quanta*, S. 106; Taf. 3, Fig. 14; Taf. 4, Fig. 18,19  
 Reid (1977): *Multispinula quanta*, S. 448,449; Taf. 3, Fig. 30-33  
 Harland et al. (1980): *Multispinula quanta*, S. 216,218,223; Fig. 2M-O  
 Harland (1982): *Protopteridinium* (*Protopteridinium* sect. *Selenopemphix*) *conicum*, S. 384,385. Taf. 39, Fig. 1-3; Taf. 42, Fig. 1,10  
 Matsuoka (1982): *Multispinula quanta*, Taf. 1, Fig. 7  
 Harland (1983): *Protopteridinium* (*Protopteridinium* sect. *Selenopemphix*) *conicum*, S. 362; Taf. 47, Fig. 9,10  
 Harland (1983): [*Protopteridinium* (*Protopteridinium* sect. *Selenopemphix*) *nudum*, S. 363; Taf. 48, Fig. 5]  
 Bradford & Wall (1984): *Protopteridinium* (*Protopteridinium* sect. *Selenopemphix*) *conicum*, Taf. 2, Fig. 12

- Kobayashi & Matsuoka (1984): *Protopteridinium conicum*, S. 252; Fig. (type A) 1,2,9-11, (type B) 14,15  
 Matsuoka (1985 a): *Selenopemphix quanta*, S. 51,52; Taf. 11, Fig. 1-9  
 Matsuoka (1985 c): *Multispinula quanta*, Taf. 1, Fig. 8  
 Baldwin (1987): *Protopteridinium conicum*, Fig. 13  
 Matsuoka (1987 a): *Selenopemphix quanta*, S. 62; Taf. 11, Fig. 1-5  
 Matsuoka (1987 b): *Selenopemphix quanta*, Fig. 4-91.3  
 Bint (1988): *Multispinula quanta*, S. 332; Fig. 4A  
 Harland (1988): *Protopteridinium conicum*, Taf. 78, Fig. 3; Taf. 82, Fig. 6  
 Blanco (1989 b): *Selenopemphix* sp.1, S. 803,804; Fig. 16  
 Bolch & Hallegraeff (1990): *Protopteridinium conicum*, S. 180; Fig. 14  
 Lewis & Dodge (1990): *Selenopemphix quanta*, Fig. 6.36  
 Kobayashi & Yuki (1991): *Protopteridinium conicum*, Taf. 1, Fig. 13,14  
 Lee & Yoo (1991): *Protopteridinium conicum*, Taf. 2, Fig. 3  
 McMinn (1991): *Protopteridinium (Protopteridinium) conicum*, Taf. 1, Fig. 4,5  
 Dale & Dale (1992): *Protopteridinium conicum*, Taf. 3.1, Fig. 13  
 Edwards & Andrie (1992): *Multispinula quanta*, Fig. 26v  
 Matsuoka (1992): *Selenopemphix quanta*, Taf. 2, Fig. 8  
 Nehring (1993 c): *Protopteridinium conicum*, Fig. 5L

Beschreibung: l: 32-50 µm; ~: 38-54 µm; Stacheln: ≤15 µm

[Paläontologischer Taxon: *Selenopemphix quanta* (Bradford) Matsuoka]

Bei apikaler Ansicht nierenförmige, apikal/antapikal gestauchte Cyste mit kräftigen Stacheln, die relativ lang sein können. Die Cystenwand ist dünn und kann in der Farbe von farblos über graubraun bis dunkelbraun variieren. Die Stacheln sind in parallelen Reihen angeordnet, wobei die beiden kräftigsten Reihen die Paracingulum-Zone hervorheben. Die anderen Reihen besitzen eine unterschiedlich starke Ausbildung und reflektieren vermutlich die Lage der längsgerichteten Suturen-Linien zwischen den apikalen, antapikalen und interkalaren Plattenreihen der thekaten Zelle. Das apikale Horn ist klein, antapikale Hörner fehlen. Die Archäopyle ist interkalar gelegen, oft aber bei leeren Cysten nicht zu erkennen, da das Operculum noch vorhanden ist. Das Operculum ist lateral länglich hexagonal mit abgerundeten Ecken und entspricht der 2a Paraplatte der thekaten Zelle. Der Protoplast ist farblos mit vielen kleinen Plastiden, Stärkekörner und Öltröpfchen.

Bemerkungen: Diese Art kann sehr stark in Form und Pigmentation variieren. So unterscheiden Kobayashi & Matsuoka (1984) zwei Typen von *P. conicum*: Typ A entspricht der auch hier beschriebenen Cyste, hingegen besitzt Typ B bei lateraler Ansicht ein heptagonales Aussehen und einen stark ausgebildeten apikalen Buckel. Typ B ist bisher aber nur für japanische Gewässer beschrieben. Die von Wall & Dale (1968 a) als *Peridinium ? nudum* beschriebene Cyste ähnelt sehr stark *P. conicum*, ist aber schmaler in der Breite und besitzt viel weniger Stacheln. Ob diese Cyste mit *P. conicum* synonym ist, läßt sich nicht mit Sicherheit ausschließen, da diese Theka-Cysten-Beziehung bisher nicht bestätigt wurde.

Vorkommen: Deutsche Bucht, Kieler Bucht



***Protoperidinium denticulatum* (Gran & Braarud) Balech**

Fig. 4-2A

Wall & Dale (1968 a): [*Peridinium* ? *denticulatum*, S. 277; Taf. 3, Fig. 30]Matsuoka (1976): [*Peridinium* ? *denticulatum*, S. 359; Taf. 3, Fig. 12]Matsuoka (1976): [*P. sp. cf. P. ? denticulatum*, S. 359; Taf. 3, Fig. 10]Harland (1982): nec *Protoperidinium* (*Archaeperidinium* sect. *Fuscusphaeridium*) *denticulatum*, S. 376;  
Text-Fig. 7AHarland (1983): nec *Protoperidinium* (*Archaeperidinium* sect. *Fuscusphaeridium*) *denticulatum*, S. 359; Taf. 47,  
Fig. 6Dale (1983): *Protoperidinium denticulatum*, Fig. 21Matsuoka (1987 a): *Brigantedinium irregulare*, S. 56-57; Taf. 5, Fig. 13-16; Text-Fig. 4cBolch & Hallegraeff (1990): [*Protoperidinium cf. denticulatum*, S. 184; Fig. 23]Beschreibung:  $\varnothing$ : 40-45  $\mu$ m

Runde, braune Cyste mit glatter Oberfläche. Die ungekrümmte Archäopyle ist hexagonal symmetrisch. Das Operculum entspricht der 2a Paraplatte der thekaten Zelle.

Bemerkungen: Die Cyste von *P. denticulatum* unterscheidet sich vor allem durch die ungekrümmt hexagonal symmetrische Form der Archäopyle gegenüber den sehr ähnlichen Cysten von *P. avellana* und *P. punctulatum* (beide gekrümmt hexagonal symmetrisch).

Vorkommen: Deutsche Bucht, Kieler Bucht

***Protoperidinium divaricatum* (Meunier) Parke & Dodge**

Fig. 4-2B

Wall & Dale (1968 a): *Protoperidinium minutum*, S. 278; Taf. 4, Fig. 7Harland (1977): *Xandarodinium xanthum*, S. 110; Taf. 4, Fig. 20Reid (1977): *Xandarodinium xanthum*, S. 447,448; Taf. 3, Fig. 27-29Matsuoka (1982): *Protoperidinium divaricatum*, Taf. 1, Fig. 4Matsuoka et al. (1982): *Protoperidinium divaricatum*, S. 110,112,114; Taf. 1, Fig. 1-9Matsuoka (1985 c): *Xandarodinium xanthum*, Taf. 1, Fig. 9Matsuoka (1987 b): *Xandarodinium xanthum*, S. 436; Fig. 4-96.1,2Blanco (1989 b): *Xandarodinium xanthum*, S. 811,812; Fig. 35Bolch & Hallegraeff (1990): *Protoperidinium divaricatum*, S. 182; Fig. 21Beschreibung:  $\uparrow$ : 30-38  $\mu$ m;  $\rightarrow$ : 30-34  $\mu$ m; Fortsätze: 8-10  $\mu$ m[Paläontologischer Taxon: *Xandarodinium xanthum* Reid]

Hexagonale, hellbraune Cyste mit irregulärem Aussehen, da die Cystenwand sich direkt in hohle, tubuläre Fortsätze erweitert. Die Fortsätze enden einfach oder sind mehrfach aufgespalten. Eine einfache intercalare Archäopyle ist ausgebildet. Das Operculum entspricht der 2a Paraplatte der thekaten Zelle.

Bemerkungen: Bisher ist nur für *P. divaricatum* diese Cystenform nachgewiesen.

Vorkommen: Deutsche Bucht

***Protoperidinium cf. divergens* (Ehrenberg) Balech**

Fig. 7-1L

Wall et al. (1973): *Peridinium ponticum*, S. 24,25; Taf. 1, Fig. 16-20; Taf. 3, Fig. 7-9

Dale (1983): *Protoperidinium cf. divergens*, Fig. 17

Matsuoka (1985 a): Dinoflagellate cyst type B, S. 65,66; Taf. 14, Fig. 11,12

Matsuoka (1987 b): [*Peridinium ponticum*, S. 436; Fig. 4-97.1,2]

Blanco (1989 b): nec *Protoperidinium* sp. 7 (*divergens* ?), S. 808,809; Fig. 29,30

Beschreibung: 1: 34-38; ~: 36-40µm; Stacheln: ≤1 µm

[Paläontologischer Taxon: *Peridinium ponticum* Wall & Dale]

Pentagonale bis runde, hellbraune Cyste. In apikaler bzw. antapikaler Aufsicht besitzt die Cyste ein reniformes Aussehen. Ganz kurze Stacheln können ausgebildet sein. Die intercalare Archäopyle ist groß und hexagonal geformt. Das Operculum entspricht der 2a Paraplatte der thekaten Zelle.

Bemerkung: Dauercysten von *P. ponticum* sind typische Anzeiger von salinitätsreduzierten Meeresgebieten (Wall et al. 1973). Durch ihre kurzen Stacheln und ihr reniformes Aussehen ist diese Cyste von anderen ähnlichen braunen Cysten (u.a. *Protoperidinium* spp.) abgrenzbar. Eine eindeutige Zuordnung ist jedoch nur über Keimungsexperimente zu erlangen.

Vorkommen: Kieler Bucht

***Protoperidinium cf. excentricum* (Paulsen) Balech**

Fig. 7-1M

Wall & Dale (1968 a): *Peridinium excentricum*, S. 278; Taf. 4, Fig. 8

Lewis et al. (1984): *Protoperidinium excentricum* S. 26,28; Fig. 2h

Akselman (1987): *Protoperidinium excentricum*, Taf. 1, Fig. 4-6

Beschreibung: ø: 50-52 µm

Linseförmige, hellbraune Cyste mit glatter Oberfläche, die eine paracingulare Paratabulation zeigen kann. Die Archäopyle ist nach Lewis et al. (1984) ein langgezogener, Z-förmiger Riß. Die Cyste ist oft noch von der Thekenhülle umgeben.

Bemerkungen: Die Cyste von *P. excentricum* ist leicht mit der Cyste von *Zygabikodinium lenticulatum* zu verwechseln. Sie unterscheidet sich jedoch in Farbe und Form der Archäopyle eindeutig von der letztgenannten Form, die aber oft auch noch von der Thekenhülle umgeben ist. Die Thekenhüllen beider Arten unterscheiden sich jedoch eindeutig voneinander. Bei *Z. lenticulatum* ist am Ende der Längsfurche der linke Rand mit einer vorspringenden hyalinen Leiste versehen im Gegensatz zu *P. excentricum*, wo dieser Flügel fehlt.

Vorkommen: Kieler Bucht

***Protooperidinium leonis* (Pavillard) Balech**

Fig. 4-2E

- Paulsen (1908): [*Sphaerosperma typus* Pouchet, Fig. 8 Oben links]
- Evitt & Davidson (1964): *Peridinium leonis*, S. 5-7; Taf. 1, Fig. 9; Text-Fig. 1
- Wall (1965): [*Peridinium* sp. (Cyst-form 2), S. 306; Fig. 12,21]
- Evitt (1967): *Peridinium leonis*, Taf. 3, Fig. 6; Text-Fig. 2,4,6-8
- Wall & Dale (1968 a): *Peridinium leonis*, S. 276; Taf. 2, Fig. 18-21; Text-Fig. 6
- Wall (1971): *Peridinium leonis*, Taf. 2, Fig. 13
- Matsuoka (1976): *Peridinium leonis*, S. 359,360; Taf. 3, Fig. 9
- Bradford (1977): *Lejeunia diversiforma*, S. 49,52; Fig. 4.1-4,6,7
- Bradford (1977): *Lejeunia* cf. *diversiforma*, S. 54,55; Fig. 4.5
- Bradford (1977): [*Lejeunia diversiforma* subsp. *muscatense*, S. 55,56; Fig. 6.1-3]
- Harland (1977): *Quinquecuspsis concretum*, S. 107; Taf. 3, Fig. 1-6,17-20
- Reid (1977): [*Trinovantedinium concretum*, S. 438,439; Taf. 1; Fig. 9-11]
- Dale (1978): *Protooperidinium leonis*, Text-Fig. 1
- Chowdhury (1982): *Peridinium* cf. *leonis*, Taf. 5, Fig. 34,36
- Dale (1983): *Protooperidinium leonis*, Fig. 14-16
- Harland (1982): *Protooperidinium* (*Protooperidinium* sect. *Quinquecuspsis*) *leonis*, S. 385; Taf. 40, Fig. 9; Taf. 41, Fig. 1-14; Taf. 42, Fig. 7,9
- Harland (1983): *Protooperidinium* (*Protooperidinium* sect. *Quinquecuspsis*) *leonis*, S. 361,396,397; Taf. 47, Fig. 7,8
- Bradford & Wall (1984): *Lejeunia diversiforma*, Taf. 2, Fig. 8,9
- Bradford & Wall (1984): [*Lejeunia diversiforma* supsp. *muscatense*, Taf. 2, Fig. 10]
- Lewis et al. (1984): *Protooperidinium leonis*, S. 30; Taf. 2, Fig. 3
- Matsuoka (1985 a): *Quinquecuspsis concretum*, S. 56,57; Taf. 12, Fig. 3-8; Taf. 13, Fig. 1-4
- Akselman (1987): [*Protooperidinium obtusum*, S. 23,24; Taf. 2, Fig. 2,3]
- Baldwin (1987): *Protooperidinium leonis*, Fig. 15-17
- Matsuoka (1987 a): *Lejeunecysta concreta*, S. 58,59; Taf. 7, Fig. 9,10; Taf. 8, Fig. 1-9; Taf. 9, Fig. 1-4
- Matsuoka (1987 b): *Quinquecuspsis concretum*, Fig. 4-92.1-3
- Hallegraeff et al. (1988): *Protooperidinium leonis*, Fig. 3
- Harland (1988 a): *Protooperidinium leonis*, Taf. 78, Fig. 5; Taf. 82, Fig. 1,2
- Harland (1988 b): *Protooperidinium* (*Protooperidinium*) *leonis*, Fig. 3d
- Harland (1988 b): *Quinquecuspsis concretum*, Fig. 1d
- Blanco (1989 b): *Trinovantedinium sabrinum*, S. 807; Fig. 27
- Blanco (1989 b): [*Quinquecuspsis concretum*, S. 810,811; Fig. 33]
- Bolch & Hallegraeff (1990): *Protooperidinium leonis*, S. 182; Fig. 20
- Hallegraeff et al. (1990): *Protooperidinium leonis*, Fig. 8
- Lee & Yoo (1991): *Protooperidinium leonis*, Taf. 2, Fig. 5
- McMinn (1991): *Protooperidinium* (*Protooperidinium*) *leonis*, Taf. 1, Fig. 1,2,7
- Dale & Dale (1992): *Protooperidinium leonis*, Taf. 3.1, Fig. 14
- Edwards & Andrie (1992): *Quinquecuspsis concretum*, S. 280; Fig. 26w
- Matsuoka (1992): *Lejeunecysta concreta*, Taf. 2, Fig. 13
- Hallegraeff & Bolch (1992): *Protooperidinium leonis*, Fig. 16
- Nehring (1993 c): *Protooperidinium leonis*, Fig. 5M

Beschreibung: ♂: 52-62 µm; ♀: 51-64 µm

[Paläontologischer Taxon: *Quinquecuspsis concretum* (Reid) Harland]

In dorsoventraler Ansicht besitzt die Cyste ein pentagonales Aussehen mit einem tiefen ventralen Sulkus und zwei antapikalen Hörnern mit jeweils vorstehender Spitze. Die Wand

ist hellbraun und besitzt eine feingranulierte Oberfläche. Das Paracingulum ist meistens zu erkennen. Unterhalb des Apex liegt die große subtriangular bis pentagonal geformte Archäopyle. Das Operculum entspricht der 2a Paraplatte der thekaten Zelle.

Bemerkungen: Trotz der möglichen morphologischen Variation dieser Art (pentagonales bis peridinoides Aussehen, unterschiedlich starke Ausbildung der Hörner und des Apex) unterscheidet sich die Cyste von weiteren pentagonalen Typen (*P. brochii*, *P. compressum*, *P. divergens*, *P. divaricatum*, *P. latissimum*, *P. oblongum*, *P. pentagonum*) durch die Ausbildung des Paracingulums in Verbindung mit der granulierten, braunen Oberfläche.

Vorkommen: Deutsche Bucht, Kieler Bucht

***Protoperidinium minutum* (Kofoid) Loeblich**

Fig. 4-3C; 8-3A

Wall & Dale (1968 a): [*Peridinium minutum*, S. 278; Taf. 4, Fig. 7]

Fukuyo et al. (1977): *Protoperidinium minutum*, S. 11,13; Fig. 2A,3,4

Matsuoka (1987 b): nec *Protoperidinium minutum*, S. 437; Fig. 4-97.3

Bolch & Hallegræff (1990): *Protoperidinium cf. minutum*, S. 184; Fig. 27

Beschreibung: ø: 22-30 µm; Stacheln: 4-6 µm

Runde, braune Cyste mit vielen dünnen, leicht gekrümmten Stacheln. Die intercalare Archäopyle ist hexagonal geformt. Das Operculum entspricht der 2a Paraplatte der thekaten Zelle.

Bemerkungen: Durch ihre Größe, Farbe und Archäopylenform ist die Cyste von *P. minutum* eindeutig von anderen Cysten ähnlichen Typs (u.a. *Pheopolykrikos hartmannii*) abgrenzbar.

Vorkommen: Deutsche Bucht, Kieler Bucht

***Protoperidinium oblongum* (Aurivillius) Balech**

Fig. 4-2D; 4-3D; 8-4A

Paulsen (1908): [Dunkelbraune Cyste, Fig. 8 Mitte]

Meunier (1919): Spore *Peridinium conicum* ?, S. 39,40; Taf. 21, Fig. 24,25

Wall (1965): *Peridinium* sp. (Cyst-form 1), S. 304,306; Fig. 8,9,11

Wall (1965): *Peridinium* sp. (Cyst-form 3), S. 307; Fig. 13

Wall (1965): *Peridinium* sp. (Cyst-form 4), S. 307; Fig. 14,15,22

Wall & Dale (1966): *Peridinium oblongum*, Fig. 5,6

Evitt (1967): *Peridinium cf. P. oblongum*, S. 51; Taf. 8, Fig. 8-11

Wall & Dale (1967): *Peridinium oblongum*, Taf. 1, Fig. P

Wall & Dale (1968 a): *Peridinium oblongum*, S. 272,273; Taf. 1, 23-29

Wall (1971): *Peridinium oblongum*, Taf. 2, Fig. 1,2

Davey & Rogers (1975): *Peridinium oblongum*, Taf. 1, Fig. 11

Matsuoka (1976): *Peridinium oblongum*, S. 560; Taf. 3, Fig. 2,3; Taf. 4, Fig. 4,5

Matsuoka (1976): [*Peridinium* sp. aff. *P. oblongum*, S. 560,561; Taf. 3, Fig. 4

- Harland (1977): [*Votadinium calvum*, S. 109; Taf. 3, Fig. 21]  
 Reid (1977): *Votadinium calvum*, S. 444,445; Taf. 2, Fig. 21-23  
 Harland (1982): *Protoperidinium* (*Protoperidinium* sect. *Votadinium*) *oblongum*, S. 380,381; Taf. 40, Fig. 10-12  
 Matsuoka (1982): *Votadinium calvum*, Taf. 1, Fig. 3  
 Dale (1983): *Protoperidinium oblongum*, Fig. 9,10,12  
 Harland (1983): *Protoperidinium* (*Protoperidinium* sect. *Votadinium*) *oblongum*, S. 368,396; Taf. 48, Fig. 6,7  
 Matsuoka (1985 a): *Votadinium calvum*, S. 57,58; Taf. 12, Fig. 1-2  
 Matsuoka (1985 c): *Votadinium calvum*, Taf. 1, Fig. 10  
 Akselman (1987): *Protoperidinium oblongum*, S. 23; Taf. 1, Fig. 10,12; Taf. 2, Fig. 1  
 Baldwin (1987): *Protoperidinium oblongum*, Fig. 14  
 Matsuoka (1987 a): *Votadinium carvum*, S. 64,65; Taf. 7, Fig. 1-8  
 Matsuoka (1987 b): *Votadinium calvum*, S. 435, 436; Fig. 4-75.3, 4-95.1-3  
 Bint (1988): *Votadinium calvum*, S. 335; Fig. 4J,K  
 Blanco (1989 b): *Protoperidinium oblongum*, S. 805,806; Fig. 23  
 Blanco (1989 b): *Votadinium calvum*, S. 811; Fig. 34  
 Matsuoka et al. (1989): [*Protoperidinium oblongum* ?, Fig. 9]  
 Bolch & Hallegraeff (1990): *Protoperidinium oblongum*, S. 182; Fig. 19a  
 Larrazabal et al. (1990): *Votadinium calvum*, Fig. 10-12  
 Lee & Yoo (1991): *Protoperidinium oblongum*, Taf. 2, Fig. 1,2  
 McMinn (1991): *Protoperidinium* (*Protoperidinium*) *oblongum*, Taf. 1, Fig. 6,8  
 Nehring (1993 c): *Protoperidinium oblongum*, Fig. 5N

Beschreibung: !: 60-74 µm; ~: 58-72 µm

[Paläontologischer Taxon: *Votadinium calvum* Reid]

Die Cyste besitzt bei dorsoventraler Ansicht ein herzförmiges Aussehen mit einem antapikalen nicht sehr tief ausgebildeten Sulkus und zwei abgerundeten Hörnern. Das Längen/Breiten-Verhältnis der Cyste beträgt etwa 1:1. Die braune Wand ist sehr dünn ( $\approx 1 \mu\text{m}$  dick) mit einer ganz feingranulierten Oberfläche. Die breite und große Archäopyle schließt oftmals das Apex mit ein, so daß leere Cysten, bei der kein Operculum mehr vorhanden ist, ein gestutztes Aussehen erhalten. Das hexagonale Operculum entspricht der 2a Paraplatte sowie zusätzlich manchmal einigen apikalen Paraplatten der thekaten Zelle. Im feingranulierten Protoplasma sind oft sehr große, rote Öltröpfchen zu erkennen.

Bemerkungen: Wall & Dale (1968 a) unterscheiden drei Typen bei *P. oblongum*: In Typ 1 sind das apikale Horn sowie die beiden antapikalen Hörner sehr lang und dünn, so daß das Längen/Breiten-Verhältnis 1,5:1 beträgt. Typ 2 besitzt leicht abgerundete Hörner und ein rhomboidales Aussehen, wobei das Längen/Breiten-Verhältnis 1,2:1 beträgt. Typ 3 entspricht der hier beschriebenen Form, die durch ihr herzförmiges Aussehen eindeutig zu klassifizieren ist.

Vorkommen: Deutsche Bucht, Kieler Bucht

***Protoperidinium pentagonum* (Gran) Balech**

***Protoperidinium pentagonum* Typ A**

Paulsen (1908): Bestachelte Cyste, Fig. 8 Rechts

Fig. 4-2E,F

- Wall & Dale (1968 a): *Peridinium pentagonum*, S. 274; Taf. 2, Fig. 9,10  
 Wall & Dale (1968 a): *Peridinium* sp. cf. *P. pentagonum*, S. 274,275; Taf. 2, Fig. 11,12  
 Dale (1976): *Peridinium pentagonum*, Taf. 1, Fig. 15  
 Matsuoka (1976): [*Peridinium* sp. aff. *P. pentagonum*, S. 361; Taf. 3, Fig. 8  
 Bradford (1977): *Lejeunia applanata*, S. 47-49; Fig. 2.1-8  
 Harland (1977): *Trinovantedinium capitatum*, S. 108,109; Taf. 3, Fig. 15,16  
 Reid (1977): *Trinovantedinium capitatum*, S. 437,438; Taf. 1, Fig. 6-8  
 Harland (1982): *Protoperidinium* (*Protoperidinium* sect. *Trinovantedinium*) *pentagonum*, S. 386; Taf. 39, Fig. 7-11; Taf. 42, Fig. 8  
 Matsuoka (1982): *Trinovantedinium capitatum*, Taf. 1, Fig. 2  
 Harland (1983): *Protoperidinium* (*Protoperidinium* sect. *Trinovantedinium*) *pentagonum*, S. 364,366,397; Taf. 39, Fig. 7-11; Taf. 48, Fig. 2,3  
 Bradford & Wall (1984): *Protoperidinium* (*Protoperidinium* sect. *Trinovantedinium*) *pentagonum*, Taf. 2, Fig. 4,7,14  
 Lewis et al. (1984): *Protoperidinium pentagonum*, S. 31; Taf. 2, Fig. 1,2,5  
 Matsuoka (1985 a): *Trinovantedinium capitatum*, S. 54,55; Taf. 9, Fig. 1-6; Taf. 10, Fig. 1-6  
 Akselman (1987): [*Protoperidinium pentagonum*, S. 24,25; Taf. 2, Fig. 4]  
 Baldwin (1987): *Protoperidinium pentagonum*, S. 547,549; Fig. 12  
 Matsuoka (1987 a): *Trinovantedinium capitatum*, S. 63; Taf. 12, Fig. 1-6  
 Matsuoka (1987 b): *Trinovantedinium capitatum*, S. 434; Fig. 4-94.1-5  
 Harland (1988 a): *Protoperidinium pentagonum*, Taf. 78, Fig. 4; Taf. 82, Fig. 3,4  
 Harland (1988 b): *Protoperidinium* (*Protoperidinium*) *pentagonum*, Fig. 3c  
 Blanco (1989 b): *Trinovantedinium capitatum*, S. 807; Fig. 28  
 Matsuoka et al. (1989): *Protoperidinium pentagonum*, Fig. 8  
 Bolch & Hallegraeff (1990): *Protoperidinium pentagonum*, S. 180; Fig. 15  
 Lee & Yoo (1991): *Protoperidinium pentagonum*, Taf. 2, Fig. 6  
 McMinn (1991): *Protoperidinium* (*Protoperidinium*) *pentagonum*, Taf. 1, Fig. 9-11  
 Bolch & Hallegraeff (1992): *Protoperidinium pentagonum*, Fig. 14  
 Dale & Dale (1992): *Protoperidinium pentagonum*, Taf. 3.1, Fig. 15  
 Edwards & Andrie (1992): *Trinovantedinium capitatum*, S. 280,282; Fig. 26x  
 Matsuoka (1992): *Trinovantedinium capitatum*, Taf. 2, Fig. 11

Beschreibung: !: 56-64 µm; -: 50-60 µm; Stacheln: 3-6 µm

[Paläontologischer Taxon: *Trinovantedinium capitatum* Reid]

Pentagonale, hellwandige Cyste mit bestachelter Oberfläche. Die Stacheln sind relativ kurz. Ein Apikalhörn und zwei Antapikalhörner sowie deutliche Paracingulum- und Parasulkus-Regionen sind ausgebildet. Die große intercalare Archäopyle ist hexagonal geformt. Das Operculum entspricht der 2a Paraplatte der thekaten Zelle.

Bemerkungen: Bisher ist nur für *P. pentagonum* diese Cystenform verbunden mit Stacheln und deutlich ausgebildeten Paracingulum- und Parasulkus-Regionen nachgewiesen.

Vorkommen: Deutsche Bucht

### *Protoperidinium pentagonum* Typ B

Fig. 8-5A,B

- Reid (1977): *Brigantedinium majusculum*, S. 434,435; Taf. 1, Fig. 5  
 Dale (1983): *Brigantedinium majusculum*, Fig. 19,20  
 Matsuoka (1985 a): *Brigantedinium majusculum*, S. 49; Taf. 15, Fig. 1-4  
 Matsuoka (1985 a): [*Brigantedinium* sp. cf. *B. majusculum*, S. 54; Taf. 11, Fig. 6,7]  
 Matsuoka (1987 a): *Brigantedinium majusculum*, Text-Fig. 4H

Matsuoka (1987 b): *Brigantedinium majusculum*, Fig. 4-88.1

Inoue (1990): *Protoperidinium pentagonum*, S. 155; Fig. S. 154 G

Beschreibung:  $\varnothing$ : 68-74  $\mu$ m

[Paläontologischer Taxon: *Brigantedinium majusculum* Reid]

Runde bis leicht ovale, braune Cyste mit glatter Oberfläche. Ein kleines Apikalhorn und zwei sehr kleine Antapikalthörner können ausgebildet sein. Die Archäopyle ist relativ groß und besitzt ein hexagonales Aussehen. Das Operculum entspricht der 2a Paraplatte der thekaten Zelle.

Bemerkungen: Durch ihre Größe und Archäopylenform ist der Cystentyp B von *P. pentagonum* eindeutig von anderen Cysten ähnlichen Typs (u.a. *Protoperidinium* spp.) abgrenzbar. Bisher wurde nur von Inoue (1990) dieser Cystentyp ohne Hörner durch Keimungsexperimente *P. pentagonum* zugeordnet. Möglicherweise repräsentieren die verschiedenen Cystentypen jeweils einen bestimmten Ökotypen bzw. eine Variante von *P. pentagonum*.

Vorkommen: Deutsche Bucht, Kieler Bucht

*Protoperidinium punctulatum* (Paulsen) Balech

Fig. 7-1N; 8-6A

Evitt (1967): [*Protoperidinium* cf. *P. punctulatum* (Type 1), Fig. 7]

Wall & Dale (1968 a): nec *Peridinium punctulatum*, S. 276,277; Taf. 2, Fig. 27; Taf. 3, Fig. 25

Matsuoka (1976): [*Peridinium* sp. cf. *P. punctulatum*, S. 361,362; Taf. 3, Fig. 2]

Harland (1982): nec *Protoperidinium* (*Protoperidinium* sect. *Asymmetropedinium*) *punctulatum*, S. 381,382; Taf. 42, Fig. 3-6; Text-Fig. 17

Harland (1983): *Protoperidinium* (*Protoperidinium* sect. *Asymmetropedinium*) *punctulatum*, S.356; Taf. 47, Fig. 1

Baldwin (1987): [*Protoperidinium* cf. *punctulatum*, S. 549; Fig. 18]

Hallegraeff et al. (1988): [*Protoperidinium* cf. *punctulatum*, Fig. 2]

Bolch & Hallegraeff (1990): [*Protoperidinium* cf. *punctulatum*, S. 182; Fig. 12]

Hallegraeff et al. (1990): [*Protoperidinium* cf. *punctulatum*, Fig. 5]

Beschreibung:  $\varnothing$ : 50-65  $\mu$ m

Runde Cyste mit brauner Wand, deren Oberfläche feingranuliert ist. Die große Archäopyle ist gekrümmt hexagonal symmetrisch geformt. Das Operculum entspricht der 2a Paraplatte der thekaten Zelle.

Bemerkungen: Die Cyste von *P. punctulatum* unterscheidet sich vor allem durch die gekrümmt-symmetrische Form der Archäopyle gegenüber der sehr ähnlichen Cyste von *P. denticulatum* (ungekrümmt symmetrisch). Sie ist jedoch nur durch Keimungsexperimente von *P. avellana*-Cysten abzugrenzen, die auch eine gekrümmt-symmetrische Archäopyle besitzen.

Vorkommen: Deutsche Bucht, Kieler Bucht

*Protoperidinium subinermis* (Paulsen) Loeblich

Fig. 4-2G

- Wall & Dale (1968 a): *Peridinium subinerme*, S. 276; Taf. 2, Fig. 22-24  
 Wall (1971): Taf. 2, Fig. 16  
 Matsuoka (1976): *Peridinium* sp. cf. *P. subinerme*, S. 362; Taf. 3, Fig. 1  
 Harland (1982): *Protooperidinium* (*Protooperidinium*) *subinerme*, Taf. 39, Fig. 6  
 Matsuoka (1982): *Omanodinium alticinctum*, Taf. 1, Fig. 5,8  
 Harland (1983): *Protooperidinium* (*Protooperidinium* sect. *Selenopemphix*) *subinerme*, Taf. 47, Fig. 11,12  
 Matsuoka (1985 a): *Selenopemphix alticinctum*, S. 52,53; Taf. 15, Fig. 6-10  
 Baldwin (1987): *Protooperidinium subinerme*, Fig. 9-11  
 Matsuoka (1987 a): *Selenopemphix nephroides*, S. 61,62; Taf. 10, Fig. 1-9; Taf. 11, Fig. 8,9  
 Matsuoka (1987 b): *Selenopemphix nephroides*, Fig. 4-90.1,2  
 Blanco (1989 b): *Protooperidinium subinerme*, S. 809,810; Fig. 32  
 Bolch & Hallegraeff (1990): *Protooperidinium subinerme*, S. 180; Fig. 16a-c  
 Matsuoka (1992): *Selenopemphix nephroides*, Taf. 2, Fig. 5-7

Beschreibung: !: 40-48 µm; -: 46-54 µm

[Paläontologischer Taxon: *Selenopemphix alticinctum* (Bradford) Matsuoka  
*Selenopemphix nephroides* Benedek]

Ovale bis nierenförmige, hellbraune Cyste mit glatter Oberfläche. Die Epicyste ist ein wenig kleiner als die Hypocyste. Die apikal/antapikal gestauchte Cyste besitzt eine tief ausgebildete Paracingulum-Region. Die kleine intercalare Archäopyle ist hexagonal geformt. Das Operculum entspricht der 2a Paraplatte der thekaten Zelle.

Bemerkungen: Durch ihre Größe und Form ist die Cyste von *P. subinerme* eindeutig bestimmbar. Lewis et al. (1984) zeigte durch Keimungsexperimente, daß *P. subinerme* wahrscheinlich verschiedene Cystentypen ausbilden kann. Bisher ist dieses jedoch nicht bestätigt worden.

Vorkommen: Deutsche Bucht

### *Scrippsiella lachrymosa* Lewis

Fig. 4-2H; 4-3E; 7-10; 9-1A

- Blanco (1989 b): *Scrippsiella trochoidea alargado*, S. 800; Fig. 5  
 Lewis (1991): *Scrippsiella lachrymosa*, S. 98,99; Fig. 30-32  
 Nehring (1993 c): *Scrippsiella lachrymosa*, Fig. 5P

Beschreibung: !: 35-47 µm; -: 17-35 µm

Die länglich-ovale Cyste besitzt eine kalzithaltige, graue Wand, die aus einzelnen, dünnen Platten besteht. Die Platten sind teilweise miteinander verzahnt. Die Archäopyle ist ein dünner zum Apex gerichteter Riß, wodurch das Operculum kapenförmig geformt ist. Nach Lewis (1991) entspricht das Operculum wahrscheinlich den Paraplatten 2'-4' und 1-3a der thekaten Zelle. Oftmals ist im Protoplasma ein großer, roter Akkumulationskörper zu erkennen.

Bemerkungen: Erst kürzlich von Lewis (1991) beschriebene Art aus schottischen Küstengewässern, die sich von der ebenfalls neu beschriebenen Art *S. crystallina* vor allem in der Cysten-Größe und Form der Kalzitplatten unterscheidet.



Vorkommen: Deutsche Bucht, Kieler Bucht

***Scrippsiella trifida* Lewis**

Fig. 4-2I; 7-1O; 9-1B

Lewis (1991): *Scrippsiella trifida*, S. 101; Fig. 37-43

Nehring (1993 c): *Scrippsiella trifida*, Fig. 5P

Beschreibung: 1: 30-36 µm; ~: 24-28 µm; Fortsätze: ≤8 µm

Die oval geformte Cyste besitzt eine graue Wand mit einer Vielzahl von dreizackigen, zurückgebogenen, kalzithaltigen Fortsätzen. Die Archäopyle ist ein apikalgelegener Riß, und nach Lewis (1991) entspricht das Operculum den Paraplatten 2'-4' und 1-3a der thekaten Zelle. Oftmals ist im Protoplasma ein zentral gelegener roter Akkumulationskörper zu erkennen.

Bemerkungen: Erst kürzlich von Lewis (1991) beschriebene Art aus schottischen Küstengewässern, deren Fortsatzform bisher für keine weitere Art nachgewiesen wurde.

Vorkommen: Deutsche Bucht

***Scrippsiella trochoidea* (Stein) Loeblich III**

Fig. 4-3F; 7-1P,Q; 9-1C

Braarud (1957): *Peridinium trochoideum*, Fig. a-f

Wall & Dale (1968 a): *Peridinium trochoideum*, Text-Fig. 6

Wall & Dale (1968 b): *Peridinium trochoideum*, Fig. 1,2

Wall et al. (1970): *Peridinium trochoideum*, Fig. 1-10

Dale (1976): ? *Scrippsiella faeroense*, S. 59; Taf. 1, Fig. 19

Dale (1978): *Scrippsiella trochoidea*, Text-Fig. 1

Watanabe et al. (1982): *Scrippsiella trochoidea*, Fig. 2,10

Muñoz & Avaria (1983): *Scrippsiella trochoidea*, S. 67; Fig. 10,11,13-16

Anderson et al. (1985): *Scrippsiella trochoidea*, Fig. 1a-c

Matsuoka (1985 c): *Scrippsiella trochoidea*, Taf. 1, Fig. 7

Baldwin (1987): nec *Scrippsiella* ? *trochoidea*, Fig. 23

Matsuoka (1987 b): *Scrippsiella trochoidea*, S. 439; Fig. 4-99.1-3

Blanco (1989 b): *Scrippsiella trochoidea*, S. 799,800; Fig. 4

Blanco (1989 b): *Scrippsiella* tipo III calcificado, S. 798,799; Fig. 3

Blanco (1989 b): [*Scrippsiella trochoidea* sin calcificar, S. 799]

Blanco (1989 b): nec *Scrippsiella trochoidea* alargado, S. 800; Fig. 5

Bolch & Hallegraeff (1990): *Scrippsiella trochoidea*, S. 177; Fig. 11a-f

Hallegraeff et al. (1990): *Scrippsiella trochoidea*, Fig. 6

Kobayashi & Yuki (1991): *Scrippsiella trochoidea*, Taf. 1, Fig. 1-3; Taf. 2, Fig. 13,14

Lewis (1991): *Scrippsiella trochoidea*, S. 93,94; Fig. 1-7

Bolch & Hallegraeff (1992): *Scrippsiella trochoidea*, Fig. 18

Dale (1992): [*Scrippsiella* cf. *S. trochoidea*, S. 10; Taf. 1.4, Fig. 1-11]

Dale & Dale (1992): *Scrippsiella trochoidea*, Taf. 3.1, Fig. 16

Nehring (1992): *Scrippsiella trochoidea*, Fig. 1.6A,B

Hesse & Nehring (1993): *Scrippsiella trochoidea*, Fig. 44

Nehring (1993 c): *Scrippsiella trochoidea*, Fig. 2A-C

Hesse et al. (1994): *Scrippsiella trochoidea*, Fig. 3

Beschreibung: 1: 28-46  $\mu\text{m}$  ~: 26-42  $\mu\text{m}$  ; Stacheln:  $\leq 10 \mu\text{m}$

Sehr variable ovale bis kugelförmige, dunkelgraue Cyste, bei der oftmals ein großer, roter Akkumulationskörper sichtbar ist. Es sind mehr als fünfzig, aus Kalzit bestehende Stacheln vorhanden, mit einer sehr variablen Länge bis zu 10  $\mu\text{m}$ . Diese Stacheln besitzen eine hexagonal erweiterte Basis, welche sich auf der Zellwand überlappen. Sie besitzen ein stumpfes, aufgespaltenes oder spitzes Ende. Die Archäopyle ist ein Riß, meist zum spitzeren Ende der Cyste gelegen, wodurch das Operculum kapenartig geformt ist und nach Lewis (1991) den Paraplaten 2'-4' und 1-3a der thekaten Zelle entsprechen soll.

Bemerkungen: Stacheln sind bei den Cysten von *Scrippsiella* nur bei *S. precaria* und *S. trochoidea* ausgebildet (Montresor & Zingone 1988, Lewis 1991). Cysten von *S. precaria* sind aber nur bis zu 25  $\mu\text{m}$  lang und bis zu 24  $\mu\text{m}$  breit, auch besitzen sie eine geringere Anzahl von Stacheln, die zudem knaufförmig enden.

Vorkommen: Deutsche Bucht, Kieler Bucht

***Zygabikodinium lenticulatum* (Paulsen) Loeblich & Loeblich**

Fig. 4-2J; 7-1R; 8-7A

Wall & Dale (1968 a): *Diplopeltopsis minor*, S. 280; Taf. 4, Fig. 21,22; Text-Fig. 7

Wall (1971): *Diplopeltopsis minor*, Taf. 2, Fig. 19,20

Reid (1977): *Dubridinium caperatum*, S. 451; Taf. 4, Fig. 38-41,44

Akselman (1987): *Zygabikodinium lenticulatum*, S. 26,27; Taf. 2, Fig. 7,8

Matsuoka (1987 a): *Dubridinium caperatum*, S. 50; Taf. 13, Fig. 10,11

Matsuoka (1987 b): *Dubridinium caperatum*, S. 438; Fig. 4-98.1,2

Hallegraeff et al. (1988): round brown *Protopteridinium* cyst, Fig. 1

Matsuoka (1988): *Zygabikodinium lenticulatum*, S. 115-117; Taf. 6, Fig. J,K; Taf. 7, Fig. G-J; Text-Fig. 8b,c

Blanco (1989 b): *Dubridinium* sp. 1 Quiste de *Zygabikodinium lenticulatum*, S. 801; Fig. 9

Bolch & Hallegraeff (1990): *Zygabikodinium lenticulatum*, S. 186; Fig. 30a

Hallegraeff et al. (1990): *Zygabikodinium lenticulatum*, Fig. 4

Lewis (1990): *Zygabikodinium lenticulatum*, S. 345; Fig. 18,19, 21-24

Lee & Yoo (1991): *Zygabikodinium lenticulatum*, Taf. 1, Fig. 6

Hallegraeff & Bolch (1992): *Zygabikodinium lenticulatum*, Fig. 12

Matsuoka (1992): *Dubridinium caperatum*, Taf. 3, Fig. 4

Nehring (1993 c): *Zygabikodinium lenticulatum*, Fig. 5Q

Beschreibung:  $\phi$ : 42-56  $\mu\text{m}$

[Paläontologischer Taxon: *Dubridinium caperatum* Reid]

Die linsenförmige, dunkelbraune Cyste ist oftmals noch von der Thekenhülle umgeben. Die Oberfläche ist feingranuliert und zeigt eine paracingulare und parasulcale Paratabulation. Die Zellwand besteht nach Lewis (1990) aus mehreren Zellschichten. Die große Archäopyle ist ein Riß, der oberhalb des Paracingulum fast die gesamte Cyste umfaßt (Typ "theropylic" sensu Matsuoka 1985 b).

Bemerkungen: Die Cyste von *Z. lenticulatum* ist leicht mit der Cyste von *Protopteridinium*

*excentricum* zu verwechseln. Sie unterscheidet sich jedoch in Farbe und Form der Archäopyle eindeutig von der letztgenannten Form, die aber oft auch noch von der Thekenhülle umgeben ist. Die Thekenhüllen beider Arten unterscheiden sich jedoch eindeutig voneinander. Bei *Z. lenticulatum* ist am Ende der Längsfurche der linke Rand mit einer vorspringenden hyalinen Leiste versehen im Gegensatz zu *P. excentricum*, wo dieser Flügel fehlt.

Vorkommen: Deutsche Bucht, Kieler Bucht

#### **Dinocyste indet. Typ A**

Beschreibung:  $\varnothing$ : 21-25  $\mu\text{m}$

Runde, hellwandige Cyste mit glatter Oberfläche. Durch einen dünnen Schleimfilm können kleine Sedimentpartikel anhaften. Im farblosen Plasma ist ein gelb/oranger Akkumulationskörper vorhanden.

Bemerkungen: Eine derartige Cyste ist in Versuchen mit Reinkulturen der Art *Scrippsiella trochoidea* zugeordnet worden (Braarud 1957). Es ist jedoch nicht sicher, ob dieser Cystentyp eine zweite Cystenvariante von *S. trochoidea* darstellt. Hier sind weitere Untersuchungen erforderlich.

Vorkommen: Deutsche Bucht

#### **Dinocyste indet. Typ B**

Fig. 4-2K

Beschreibung:  $\varnothing$ : 40  $\mu\text{m}$

Runde, hellwandige Cyste mit glatter Oberfläche. Durch einen dünnen Schleimfilm können kleine Sedimentpartikel anhaften. Im farblosen Plasma ist ein gelb/oranger Akkumulationskörper vorhanden.

Vorkommen: Deutsche Bucht

#### **Dinocyste indet. Typ C**

Fig. 4-2L,M

Beschreibung:  $\varnothing$ : 45  $\mu\text{m}$

Runde, hellwandige Cyste mit körniger Oberfläche. Möglicherweise besteht die Cystenwand aus Kalzit. Im farblosen Plasma ist ein großer gelb/oranger Akkumulationskörper vorhanden.

Vorkommen: Deutsche Bucht

**Dinocyste indet. Typ D**

Beschreibung:  $\phi$ : 48-55  $\mu\text{m}$

Runde, hellwandige Cyste mit glatter Oberfläche. Durch einen dünnen Schleimfilm können kleine Sedimentpartikel anhaften. Im farblosen Plasma ist ein gelb/oranger Akkumulationskörper vorhanden.

Vorkommen: Deutsche Bucht

**Dinocyste indet. Typ E**

Beschreibung:  $l$ : 28-30  $\mu\text{m}$ ;  $w$ : 23-25  $\mu\text{m}$

Ovale, hellgraue Cyste mit körniger Oberfläche. Die Cystenwand besteht höchstwahrscheinlich aus Kalzit. Im Protoplasma ist ein großer, roter, apikal gelegener Akkumulationskörper vorhanden.

Bemerkungen: Dieser Cystentyp ähnelt der von Akselman & Keupp (1990) beschriebenen Cyste von *Scrippsiella patagonica*.

Akselman & Keupp (1990): *Obliquipithonella irregularis*, S. 172,173; Taf. 1, Fig. 1-19

Vorkommen: Deutsche Bucht

**Dinocyste indet. Typ F**

Fig. 7-1S

Beschreibung:  $l$ : 32-38  $\mu\text{m}$ ;  $w$ : 25-30  $\mu\text{m}$

Ovale, hellwandige Cyste mit glatter Oberfläche. Durch einen dünnen Schleimfilm können kleine Sedimentpartikel an der Oberfläche haften. Ein orange/roter Akkumulationskörper ist im Protoplasma vorhanden. Die Archäopyle ist ein apikaler Riß.

Bemerkungen: Dieser Cystentyp besitzt die größte Ähnlichkeit mit der Cyste von *Gonyaulax verior*. Sie ist jedoch nur durch Keimungsexperimente eindeutig bestimmbar, da diese Form leicht mit den Cysten von *Alexandrium hiranoi*, *Gyrodinium instriatum* und *G. uncatenum* verwechselt werden kann.

Matsuoka et al. (1988): *Gonyaulax verior*, S. 313; Fig. 1-5

Blanco (1989 a): [*Gonyaulax verior* ?], S. 791,792; Fig. 15]

Matsuoka (1990): *Gonyaulax verior*, S. 107; Fig. S. 106 F-G

Vorkommen: Kieler Bucht

**Dinocyste indet. Typ G**

Fig. 7-2A,B

Beschreibung: l: 30-32 µm; ~: 26-28 µm

Ovale bis nierenförmige, hellbraune Cyste mit glatter Oberfläche. Die Epicyste ist deutlich kleiner als die Hypocyste. Die apikal/antapikal gestauchte Cyste besitzt eine ausgebildete Paracingulum-Region.

Bemerkungen: Von der sehr ähnlichen Cyste von *Protoperidinium subinermis* unterscheidet sich dieser Cystentyp eindeutig durch die signifikant geringere Größe und die Form der Paracingulum-Region. Eine Archäopyle konnte bisher nicht entdeckt werden.

Vorkommen: Deutsche Bucht, Kieler Bucht

**Dinocyste indet. Typ H**

Fig. 4-2N

Beschreibung: ø: 34 µm

Runde, hellbraune Cyste, die von einer zweiten, dünnen, locker anhaftenden und faltigen Membran umgeben ist.

Bemerkungen: Dieser Cystentyp ähnelt der vermeintlichen Cyste von *Protoperidinium americanum*. Diese Cysten-Theken-Beziehung gilt jedoch als unsicher.

Dale (1976): ? *Peridinium* sp., Taf. 1, Fig. 16

Matsuoka (1987 a): Dinoflagellate cyst type A, S. 66,67; Taf. 3, Fig. 9-11; Taf. 14, Fig. 13,14; Taf. 17, Fig. 1-15

Blanco (1989 b): *Epidinium shagrinum* ?, S. 803; Fig. 14

Blanco (1989 b): [Quiste denominado Bar-2, S. 803; Fig. 15]

Bolch & Hallegraeff (1990): *Protoperidinium americanum*, S. 184; Fig. 29

Dale & Dale (1992): *Protoperidinium americanum*, Taf. 3.1, Fig. 11,12

Vorkommen: Deutsche Bucht

**Dinocyste indet. Typ I**

Beschreibung: ø: 34-36 µm; Stacheln: 4-7 µm

Runde, braune Cyste mit vielen Stacheln. Die Stacheln sind dünn und relativ kurz.

Bemerkungen: Bisher ist dieser Cystentyp in Größe und Form keinem Dinoflagellaten zugeordnet worden.

Vorkommen: Deutsche Bucht

**Dinocyste indet. Typ J**

Fig. 7-2C,D

**Beschreibung:**  $\phi$ : 38–42  $\mu\text{m}$ ; Stacheln 2–5  $\mu\text{m}$

Runde, braune Cyste mit vielen Stacheln. Die Stacheln sind dünn, leicht gebogen und relativ kurz.

**Bemerkungen:** Bisher ist dieser Cystentyp in Größe und Form keiner Dinoflagellaten-Art zugeordnet worden. In Keimungsexperimenten schlüpfte aus einer Cyste eine vegetative Zelle, die vorläufig als *Protoperidinium cf. curvipes* bestimmt wurde. Da diese Cysten-Theken-Beziehung bisher nicht nachgewiesen ist, muß der Befund durch zusätzliche Untersuchungen erhärtet werden.

**Vorkommen:** Deutsche Bucht, Kieler Bucht

**Dinocyste indet. Typ K**

Fig. 4-2O,P

**Beschreibung:** l: 94–106  $\mu\text{m}$ ; ~: 60–66  $\mu\text{m}$ ; Fortsätze (Noppen):  $\leq 8 \mu\text{m}$

Länglich-ovale, graue Cyste mit glatter Oberfläche. Auf der Oberfläche sind zahlreiche runde Noppen (bis zu 14,5  $\mu\text{m}$  im  $\phi$ ) ausgebildet. Irreguläre, annähernd kreisförmige Archäopyle (Typ "tremic" sensu Matsuoka 1985 b) liegt am apikalen Ende.

**Bemerkungen:** Bisher unbekannter Cystentyp. Die Cystenmorphologie und die Form der Archäopyle läßt vermuten, daß dieser Cystentyp zur Gattung *Polykrikos* gehört.

Nehring (1993 c): *Polykrikos* sp., Fig. 5G,H

**Vorkommen:** Deutsche Bucht

**Dinocyste indet. Typ L**

Fig. 7-2E

**Beschreibung:** l: 50  $\mu\text{m}$ ; ~: 53  $\mu\text{m}$

Pentagonale, hellbraune Cyste mit glatter Oberfläche. Ein großes Apikalhorn und zwei kleine, sehr kurze Antapikalhörner sind ausgebildet.

**Bemerkungen:** Bisher ist dieser Cystentyp in Größe und Form keiner Dinoflagellaten-Art zugeordnet worden. Die Cystenmorphologie läßt vermuten, daß dieser Cystentyp zur Gattung *Protoperidinium* gehört.

**Vorkommen:** Kieler Bucht